ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 64

6

ИЮНЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1979

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Е. А. Гинстлинг* и *М. А. Горилас*

Сдано в набор 12.03.79. Подписано к печати 29.05.79. М-27134. Формат бумаги $70 \times 108^1/_{16}$. Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. $8^1/_2+4$ вкл. ($^1/_2$ печ. л.) = 12.6 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 14.38. Тираж 2748. Тип. зак. 189.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

УДК 582.29 (47+57)

О. Б. Блюм, Е. Г. Копачевская

ЛИШАЙНИКИ РОДА *COCCOCARPIA* PERS. (*COCCOCARPIACEAE*) В СССР

O. B. BLUM, E. G. KOPACHEVSKAYA. LICHENS OF THE GENUS *COCCOCARPIA* PERS. (*COCCOCARPIACEAE*) IN THE U. S. S. R.

Приводятся результаты критического изучения лишайников тропогенного рода *Coccocarpia* Pers. в СССР, представленного видами *C. erythroxili* (Spreng.) Swinsc. et Krog и *C. cronia* (Tuck.) Vain. Освещена история изучения этого рода в СССР, показано положение в системе, даны оригинальные описания указанных видов, рассмотрены проблемы их диагностики, экологические особенности и географическое распространение на территории СССР. Отмечается реликтовый характер упомянутых видов в умеренной зоне Восточной Азии.

Нахождение на территории СССР представителей рода *Coccocarpia*, распространенных почти исключительно в тропической и субтропической зонах земного шара, представляет большой интерес. Два лишайника этого рода были найдены А. Н. Окснером еще в 1927 г. в Читинской обл., в окрестностях с. Атамановка и определены им как *Coccocarpia pellita* (Ach.) Müll. Arg. и *C. cronia* (Tuck.) Vain. Эти материалы были использованы Окснером при написании работы «Анализ и история происхождения лихенофлоры Советской Арктики» (рукопись докторской диссертации, Киев—Киров, 1940—1942). Рассматривая в неморальной флоре Восточной Азии представителей тропогенных лишайников, которые не претерпели преобразования в умеренной области и известны только в самых южных частях неморальной зоны, в вышеупомянутой работе Окснер писал: «К этой же группе родов относится и *Coccocarpia* — род с пантропическим арелом, выходящий в Восточной Азии довольно далеко к северу, — два вида его, наиболее распространенные, проходят через широколиственно-лесные районы Китая и Японии и образуют северную границу ареала в Хабаровской и Читинской областях» (с. 168). Здесь же Окснер отмечает, что «нахождение *C. pellita* и *C. cronia* в Хабаровской и Приморской областях дает новые для СССР виды и новый для СССР род». К сожалению, эти интереснейшие флористические находки Окснером так и не были опубликованы. Значительно позже, в 1955 г. известный белорусский лихенолог М. П. Томин передал А. Н. Окснеру несколько экземпляров неизвестного ему лишайника из Приморского края, собранных в 1954 г. Л. Н. Васильевой в заповеднике «Кедровая падь». По этому поводу он писал Окснеру: «Если можете, сообщите, к какому семейству относится данный лишайник. Сам образчик я представляю в полное Ваше распоряжение. Я отказываюсь заниматься его определением».[1] Окснеру не составило особого труда установить, что присланный Томиным лишайник был не чем иным, как уже знакомым ему по материалам собственных

[1] Записка находится в пакете с присланным М. П. Томиным лишайником, который хранится в лихенологическом Гербарии Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР в Киеве.

сборов *Coccocarpia pellita* (Ach.) Müll. Arg., о чем Окснер и сообщил Томину.

Вскоре после этого Н. В. Горбач (1956) по сборам В. Н. Ворошилова 1952 г. из Приморья опубликовала небольшую заметку о новом для лихенофлоры СССР роде *Coccocarpia*, представленным одним видом *C. pellita*. Таким образом, это сообщение явилось фактически первым опубликованным в печати указанием о нахождении представителей рода *Coccocarpia* на территории СССР.

C. pellita и *C. cronia* указываются также для юга Приморского края в работах Л. А. Княжевой (1973а, 1974). О находке *C. parmelioides* (Hook.) Trev. в Западном Саяне сообщает С. В. Кравчук (1973).

Собранные одним из авторов (О. Б. Блюм) материалы по роду *Coccocarpia* во время экспедиции 1965 г. на Южные Курильские о-ва и в Приморский край (заповедник «Кедровая падь»), а также тщательное изучение имевшихся в нашем распоряжении аналогичных сборов других коллекторов позволили получить значительно более полное представление о распространении представителей рода *Coccocarpia* на территории СССР.

В настоящей публикации была поставлена задача не только осветить исторические факты изучения видов рода *Coccocarpia* в СССР, но и дать более полные и критические сведения по различным аспектам изучения встречающихся у нас представителей этого рода.

Род *Coccocarpia* Pers. в системе А. Цальбрукнера (Zahlbruckner, 1907) и В. Рязянена (Räsänen, 1943) помещен в сем. *Pannariaceae*. Однако в последнее время в литературе появились указания о целесообразности выделения отдельного сем. *Coccocarpiaceae* Henssen с родами *Coccocarpia* Pers. и *Spilonema* Born. (Henssen, 1963; Henssen, Jahns, 1974; Poelt, 1973). В основу этих предположений были положены новые данные онтогенетических исследований, свидетельствующие о том, что у представителей сем. *Coccocarpiaceae* развитие апотециев происходит из рыхлой псевдопаренхиматической генеративной ткани. Прямые аскогоны и заостренные настоящие парафизы напоминают таковые у пельтигеровых, поэтому высказывается мнение (Henssen, Jahns, 1974), что, возможно, в дальнейшем сем. *Coccocarpiaceae* будет исключено из подпорядка *Lecanorineae* и подчинено подпорядку *Peltigerineae* в порядке *Lecanorales*.

Известно 26 видов рода *Coccocarpia*. Почти все они распространены в тропической или субтропической зонах и только 2—3 из них заходят в теплоумеренные области Голарктики. Ряд видов рода отличается большой полиморфностью и в таксономическом отношении остается до конца неясным. Отсутствие хорошо очерченных устойчивых признаков для разграничения видов *Coccocarpia*, как справедливо отмечают Свинскоу и Крог (Swinscow, Krog, 1976), пока сдерживают исчерпывающую монографическую обработку этого рода. Применение хемотаксономических методов в этом случае является безуспешным. У изученных представителей этого рода не было обнаружено диагностически значимых лишайниковых веществ (Hale, 1957; Swinscow, Krog, 1976).

Основными таксономическими признаками слоевища у лишайников этого рода, как отмечают Свинскоу и Крог (Swinscow, Krog, 1976), являются ширина лопастей, изгиб их вершины, рассеченность на вторичные и третичные лопасти, а также характер соединения лопастей (перекрывающиеся, примыкающие или соединяющиеся).

Изученный нами материал был в целом достаточно однородным, но по заметным внешним морфологическим отличиям его можно было разделить на две группы: экземпляры с голыми неизидиозными слоевищами и экземпляры с явно изидиозными слоевищами. Основываясь на указанных отличиях и следуя ряду известных лихенологов (Vainio, 1915; 1921; Zahlbruckner, 1925, 1927, 1941, 1943, и др.), наши образцы можно было бы идентифицировать соответственно как *Coccocarpia pellita* (Ach.) Müll. Arg. и *C. cronia* (Tuck.) Vain. Именно так, как отмечалось выше, и поступил в свое время А. Н. Окснер. Однако шведский лихенолог Сантессон (Santesson, 1952) высказал весьма обоснованное предположение, что *C. pellita*

стали считать вслед за Вайнио и Цальбрукнером неизидиозной из-за ошибочного рисунка Сварца (Swartz, 1811; цит. по: Santesson, 1952) и представлений Мюллера Аргавского (Müller. Arg., 1882), считавшего *C. pellita* var. *genuina* неизидиозной. Мюллер Аргавский (Müller, 1882) и Вайнио (Vainio, 1890) признают *C. pellita* и *C. cronia* отдельными видами. Мальме (Malme, 1925) относит их к одному виду *C. pellita*, выделяя внутри его ряд неизидиозных и изидиозных разновидностей. Сантессон (Santesson, 1952) высказывает мнение о том, что в коллективное название *C. pellita* вошел ряд хорошо различимых самостоятельных видов, и отмечает, что было бы неправильно использовать коллективное название *C. pellita* для неизидиозных видов, так как в типовом диагнозе Ахариуса (Acharius, 1810) *Parmelia pellita* характеризуется как изидиозная.[2] Этот факт был подтвержден им и при проверке голотипа из гербария Ахариуса. Поэтому Сантессон справедливо полагает, что неизидиозные виды *Coccocarpia* до монографической обработки рода следует отнести к коллективному виду *C. parmelioides* (Hook.) Trevis. Такого же мнения придерживается и португальский лихенолог Таварес (Tavares, 1960), исследовавший представителей рода *Coccocarpia* в Португалии и Марокко. Разделяя указанную выше концепцию, мы также отнесли изученные нами неизидиозные образцы *Coccocarpia* к коллективному виду *C. parmelioides* (Hook.) Trevis., который, однако, приводим под более правильным, как было недавно показано Свинскоу и Крог (Swinscow, Krog, 1976), названием *C. erythroxili* (Spreng.) Swinsc. et Krog. Ниже даем оригинальное описание изученных нами образцов (рис. 1 — см. вклейку).

Coccocarpia erythroxili (Spreng.) Swinsc. et Krog

(*Lecidea erythroxili* Spreng.; *L. parmelioides* Hook., *Coccocarpia parmelioides* (Hook.) Curt.).

Слоевище 1.5—6 см шир., более или менее округлое, неправильно округлое до эллипсоидного, монофильное или местами с адвентивными лопастями и кажется полифильным, по краю лопастное, вначале более прижатое к субстрату, позднее местами, особенно по краям лопастей, отстающее от него, волнистое или складчато-волнистое, часто с хорошо выраженной концентричностью бороздок, сверху свинцово- или буровато-серое, голое, без изидиев и соредиев, слабо блестящее (по краям иногда сильно блестящее) до почти матового в центре. Снизу слоевище буровато-черноватое до черного до самого края лопастей, с густым войлочным опушением. Лопасти 2—3.5 мм шир., на концах округлые, цельные или городчатые, возле края вогнутые, с приподнятыми вверх кончиками, по самому краю иногда загнутые вниз; по бокам край лопастей извилистый и обычно поднятый вверх, значительно реже загнутый вниз. Доли лопастей (2)4.5—7(8.5) мм шир., округлые.

Слоевище (85)160—175(250) мкм толщ. Верхний коровой слой плохо отграничен от зоны водорослей, довольно тонкий, (14)20—40(50) мкм толщ., параплектенхимный, из клеточек чрезвычайно различной формы и размера, с просветами (2.5)4—7.5(11.5) мкм, тонкостенных, со стенками около 1—1.5 мкм толщ. Верхние 6—12 мкм бывают окрашены в синевато-черный цвет, но часто бесцветные.

Нижний коровой слой параплектенхимный, 25—40(50) мкм толщ., темно-синий от окрашенных в темно-синий цвет внешних слоев оболочек клеток. Этот окрашенный слой состоит из изменчивого числа горизонтальных слоев клеток, от 1(редко) до 3—4. Клеточные оболочки клеток окрашенного слоя около 2—3 мкм толщ. Просветы 3.5—6(8.5) мкм в диам. От этих клеток отходят однорядные выросты-ризоиды, 5—7.5 км толщ., довольно толстостенные (у основания 1.8—2.3 мкм толщ.), дальше с более

---

[2] Заметим, однако, что в другой своей более поздней работе Ахариус (Acharius, 1814) о *Parmelia pellita* пишет: «Thalli orbiculari nudo glabro glaucocinerascente».

утончающейся оболочкой. Отдельные ризоиды встречаются довольно редко. Как правило, они собраны в рыхло сплетенные или более или менее плотно соединенные буроватые до темно-синих пучки — ризоидальные тяжи, 0.8—2 мм дл. и до 100 мкм толщ., на концах часто бородовидно ветвящиеся и переплетающиеся между собой. Местами ризоидальные нити в этих пучках редко ветвятся или образуют анастомозы.

Сердцевинный слой очень своеобразен и его трудно отличить от нижнего корового слоя. Некоторые участки сердцевинного слоя, прилегающие к нижнему коровому слою, бесцветные и по форме близки к клеткам нижнего корового слоя, отличаясь от него только хотя и более тонкой, но все же достаточно толстой оболочкой. Нам кажется, что ее, может быть, правильнее относить к коровому слою, но местами (редко) эти участки переходят в плотно прозоплектенхимные. По-видимому, пучки ее, состоящие из плотно склеенных между собою гиф, не проходят на всем протяжении ровно, а несколько волнисто изгибаются, и в этом случае на разрезе представляют собой параплектенхимную структуру. Окрашенный нижний коровой слой иногда на коротких участках переходит в прозоплектенхиму, и часто, где эти участки «сердцевинного» слоя прозоплектенхимны, там и окрашенный нижний коровой слой на небольших участках становится коротко прозоплектенхимным. Остальная часть сердцевинного слоя образует местами параплектенхиму, местами прозоплектенхиму и состоит из клеток, сильно отличающихся размерами и формой. Зона водорослей сплошная, хорошо развитая, 50—120 мкм выс.

Апотеции биаторового типа, приросшие к поверхности слоевища, вначале округлые, небольшие, (0.3) 0.5—1.2 мм в диам., затем неправильной формы, крупнее, (1)2.5—4.5 мм шир., часто сливающиеся друг с другом, прижато-щитовидные, расположенные по всей поверхности слоевища. Диск апотециев в зрелом состоянии темно-коричневый до черного,[3] матовый, слабо выпуклый. Эксципул бесцветный, только по краю буро-черный. Гипотеций плохо очерченный, сливающийся с гимениальным слоем. Гимениальный слой в большей части бесцветный, вверху буровато-черный, (30)50—75 мкм выс. Парафизы простые, около 2 мкм толщ., вверху слегка утолщенные. Сумки узкобулавовидные, 40—50×7—10 мкм, с 8 спорами, расположенными в два ряда. Споры бесцветные, одноклеточные, с псевдоперегородкой, эллипсоидные или утончающиеся к концам, 11.5—15×3.5—5 мкм. Пикноконидии бесцветные, палочковидные с закругленными концами. Водоросль *Scytonema* (Müller, 1882; Zahlbruckner, 1907; Ahmadjian, 1967а, б), с округлыми или шаровидными клетками, 6—10(12.5) мкм шир., нередко собранными в цепочки.

Исследованы образцы из следующих местонахождений: Читинская обл.: вблизи с. Атамановка, в лесу вдоль р. Никишиха, на скалах, 18 IX 1927, А. Н. Окснер. Приморский край: заповедник «Кедровая падь», Поперечный ключ, на стволе *Betula mandshurica*, 2 X 1935, Н. Кабанов; скальные обнажения в лесу, на камне, поверх слоевища *Aspicilia* sp., 25 VIII 1965, О. Б. Блюм. Красноярский край: Шушенский р-н, ст. Оленья речка, окр. Ойского озера, на скале, 30 VII 1966, С. Кравчук.[4]

Другая часть изученных образцов была почти идентична описанной выше *Coccocarpia erythroxili*, но всегда отличалась отсутствием апотециев и наличием обильных, хорошо развитых изидий.

Такие изидиозные формы, согласно новейшим представлениям (Swinscow, Krog, 1976), должны быть отнесены к комплексу близких видов *C. cronia* (Tuck.) Vain. и *C. pellita* Ach. (Müll. Arg.). Между этими видами имеется много переходов, и вопрос об их таксономических отличиях долгое время был, как уже отмечалось выше, весьма запутан.

---

[3] В молодом возрасте апотеции с диском телесного или коричневого цвета напоминают насекомых из рода *Coccus*, поэтому Персон (Person, 1826; цит. по; Swinscow, Krog, 1976) и придумал родовое название *Coccocarpia*.

[4] На основании сборов С. Кравчук этот лишайник, как *C. parmelioides* приводится Ц. Инашвили (1975) для Западной Сибири (личное сообщение).

Хотя Сантессон (Santesson, 1952) считал, что характерной отличительной чертой *C. pellita* является толщина слоевища, Свинскоу и Крог показали, что этот признак весьма вариабилен и зависим от условий местопроизрастания. Не имеют диагностической ценности в роде *Coccocarpia* и такие признаки, как густота, длина и окраска ризин.

Свинскоу и Крог провели разделение *C. cronia* и *C. pellita* исключительно по характеру изидий. У первой все или почти все изидии цилиндрические (узелковидные до цилиндрических), у второй изидии плоские до микрофилльных, иногда содержатся лобули. Правда, Свинскоу и Крог отмечают, что ясная граница между формами с цилиндрическими и плоскими изидиями все же отсутствует. Изидии могут изменяться от коротких и толстых до длинных и тонких, а также ветвящихся, если они хорошо развиты. Кроме того, формы с цилиндрическими изидиями могут иметь некоторое количество рассеянных среди них чешуек, или цилиндрические изидии могут развиваться прямо на чешуйчатых придатках (лобулях). Тем не менее Свинскоу и Крог подчеркивают, что независимо от изидий они не считают возможным рассматривать *C. cronia* и *C. pellita* как синонимы до тех пор, пока не будет изучен богатый материал из тропической Америки, где встречаются типичные представители обеих форм.

Разделяя эту точку зрения, мы относим изученные нами растения с территории СССР, характеризующиеся слоевищами с обильными зернистыми (узелковидными) до цилиндрических толстых, коротких или тонкими длинными и разветвленными изидиями, иногда с небольшим количеством чешуек или лобулей, к *C. cronia* (Tuck.) Vain. (рис. 2 — см. вклейку).

Coccocarpia cronia (Tuck.) Vain.

(*Parmelia cronia* Tuck.; *Coccocarpia pellita* (Ach.) Müll. Arg. var. *isidiophylla* Müll. Arg.; *C. pellita* (Ach.) Müll. var. *semi-incisa* Müll. Arg. f. *isidiosa* Müll. Arg.; *C. cronia* var. *isidiosa* (Müll. Arg.) Vain.; *C. nitida* (Müll. Arg.) Müll. Arg. var. *isidiosa* Zahlbr.; *C. cronia* (Tuck.) Vain. var. *primaria* Vain.).

Слоевище такое же, как у *C. erythroxili*, правильно или неправильно округлое, до 7.5 см. шир. Лопасти соединяющиеся или частично перекрывающиеся, ширококлиновидные до веерообразных, на концах округленные, до 3.5 мм шир. Доли 2—7 мм шир., по периферии с хорошо выраженной концентрической волнистостью. Изидии обычно многочисленные, развиваются преимущественно в центре слоевища, зернистые, узелковидные до цилиндрических, толстые и короткие или более тонкие, длинные и разветвленные, иногда с примесью уплощенных или микрофильных. Анатомическое строение слоевища аналогично строению слоевища *C. erythroxili*. Все исследованные нами образцы были стерильны.

Изученный материал: Читинская обл.: окр. с. Атамановка, на скалах, 18 IX 1927, А. Н. Окснер; Приморский край: Владивостокский р-н, долина р. Лянчихе, хр. «Богатая грива», на сыром камне, 4 VIII 1952, В. Н. Ворошилов; заповедник «Кедровая падь», на камнях россыпи, 5 X 1954, Л. Н. Васильева; заповедник «Кедровая падь», каменистые выходы по р. Кедровка, 26 VIII 1965, скальные обнажения в лесу, 25 VIII 1965, О. Б. Блюм. Сахалинская обл.: Курильские о-ва, о. Шикотан, 3 км по дороге от пос. Малокурильское на мыс Край Света, на стволе *Alnus hirsuta*, 9 VII 1965, О. Б. Блюм.

Л. А. Княжева (1973б) указывает несколько аналогичных местонахождений на Дальнем Вотоке: Приморский край: заповедник «Кедровая падь», Гаккелев хребет, дубняк, на стволе и ветвях дуба, на замшелых камнях; Шкотовский р-н, ур. Пейшула, Туфовая сопка, хвойно-широколиственный лес, на замшелых камнях; п-ов Муравьева-Амурского, долина р. Лянчихе, на камнях.

Нами были изучены экземпляры этого лишайника из гербария Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича АН БССР,

любезно высланные Н. В. Горбач. Этот материал был собран В. Н. Ворошиловым в 1952 г. в Приморском крае и определен Н. В. Горбач (1956) как *Coccocarpia pellita* (Ach.) Müll. Arg. и *C. pellita* var. *isidiophylla* Müll. Arg. Указанная разновидность является, как было отмечено, синонимом *C. cronia* (Tuck.) Vain. Принадлежащие к ней растения имели изидии от зернистых до цилиндрических, нередко длинные и разветвленные. Образцы, определенные Н. В. Горбач как *C. pellita* (Ach.) Müll. Arg., были с негустыми, но хорошо заметными при большом увеличении (4^x, 7^x) бинокулярного микроскопа МБС-1 зернистыми до толстых, коротких, цилиндрических изидиями; совершенно сходны с изученными образцами из заповедника «Кедровая падь» и являлись типичной *C. cronia* (Tuck.) Vain. Таким образом, указания Н. В. Горбач (1956) и Ц. Н. Инашвили (1975) о нахождении на территории СССР *C. pellita* следует признать ошибочными и относящимися на самом деле к близкому виду *C. cronia*.

Экология и географическое распространение

Обычными местообитаниями *Coccocarpia erythroxili* и *C. cronia* в тропических и субтропических областях являются стволы и ветви деревьев. Собранные на территории СССР виды произрастали не только на стволах и ветвях деревьев, но и на каменистом субстрате, где они поселялись на моховом детрите или поверх слоевищ других лишайников (*Aspicilia* sp.). Нередко они были ассоциированы с мхами (например, *Hedvigia ciliata* (Ehrh.) Hedw.)[5] или лишайниками (*Parmelia* sp. и др.). В Португалии *C. erythroxili* была обнаружена только на скальных обнажениях в экологически сходных условиях совместно с мхами или другими лишайниками (*Anaptychia fusca*, *Normandina pulchella*, *Xanthoria parietina*).

Центр ареала *C. erythroxili* и *C. cronia*, как и всего рода *Coccocarpia*, находится, как известно, в тропической и субтропической зонах. Однако оба указанных вида заходят и в умеренные области Голарктики — Северная Америка и Канада, Португалия и Марокко (*C. erythroxili*), Восточная Сибирь, Забайкалье, Дальний Восток (Приморский край и Южно-Курильские о-ва), где они должны рассматриваться как третичные реликты. На реликтовый характер *C. erythroxili* в Португалии и Северной Африке указывает и Таварес (Tavares, 1960).[6] О реликтовости *C. erythroxili* и *C. cronia* на территории Западной Европы и умеренной зоны Восточной Азии свидетельствует разобщение их ареала крупнейшей Евро-Азиатской дизъюнкцией (рис. 3). Распространение этих двух видов на территории СССР связано только с рефугиальной полосой: Западные Саяны, Забайкалье, Приморский край, Южные Курилы, где они пережили суровые периоды плейстоцена.

Окснер (1940—1942) относил упомянутые виды к реликтам тургайской неморальной флоры. Реликты этого типа в условиях Западной Европы известны только из наиболее океанических по климату районов. Именно эту особенность местонахождения *C. erythroxili* в Португалии отмечает Таварес (Tavares, 1960), рассматривая ее как одного из представителей океанического элемента в Европе. В этой связи обращает на себя внимание то, что часть исследованного нами материала *C. erythroxili* и *C. cronia* была собрана не только в известной мере океанических районах Приморья и Южно-Курильских о-вов, но также и в резко континентальных, достаточно трудных климатических условиях Забайкалья, Восточной Сибири и Западных Саян. В этих районах *C. erythroxili* и *C. cronia* — виды с океаническими «запросами» — приурочены к более или менее глубоким горным долинам и селятся на выходах силикатных пород поверх мхов и скапливающихся под ними наносах почвы, где сохраняется более постоянная влажность в течение довольно продолжительного времени. Стволы деревьев, лучше обдуваемые ветром, чем скалы, представляют собой

---

[5] Мы благодарим Л. Я. Партыку за определение этого мха.

[6] Приводит как *C. parmelioides*.

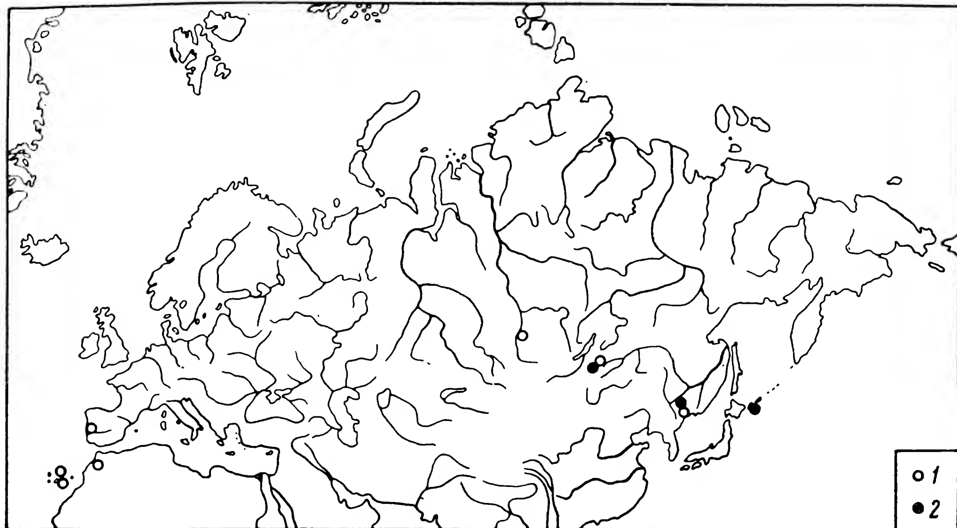


Рис. 3. Схематическая карта местонахождений лишайников рода *Coccocarpia* Pers. в Палеарктике.

1 — *Coccocarpia erythroxili* (Spreng.) Swinsc. et Krog, *2* — *C. cronia* (Tuck.) Vain.

сравнительно более ксеротические местообитания и поэтом узаселяются вышеупомянутыми лишайниками в таких континентальных районах значительно реже. Именно в этом Окснер (1940—1942) усматривает причину изменения экологических особенностей произрастающих во внутренних частях азиатского материка новых океанических тропогенных лишайников, и в частности видов *Coccocarpia*, изменивших свой исключительный для тропической и субтропической областей эпифитизм также на другие, рассмотренные нами выше местообитания. Нередко виды *C. erythroxili* и *C. cronia* на территории СССР встречались в хорошо освещаемых местообитаниях, что, как отмечает Окснер (1940—1942), находится в прямой связи с понижением теплового режима этих видов в умеренной зоне: солнечная радиация компенсирует здесь нехватку тепла.

Неясным остается принципиально важный с точки зрения систематики вопрос о том, как влияют экологические условия на изменение некоторых морфологических особенностей этих видов. Заметно, что образцы из Читинской обл., собранные на скалах, имели в целом слоевища меньшего размера и неправильной формы по сравнению с лишайниками из Приморского края, произрастающими в аналогичных местообитаниях. Очевидно, это является следствием более жестких климатических условий.

Многие тропические образцы отличаются от аналогичных лишайников, собранных на территории СССР, более толстым слоевищем, более мощным войлочным покрытием нижней стороны слоевища. Однако вполне вероятно, что это не генетически детерминированные отличия, а лишь реакция на иные условия произрастания. Так, например, у *C. pellita* отмечена корреляция толщины слоевища с условиями местообитаний. Во влажных тенистых местообитаниях произрастали растения с тонкими слоевищами, в более сухих открытых местах — растения с толстыми слоевищами (Swinscow, Krog, 1976).

ЛИТЕРАТУРА

Горбач Н. В. **1956**. Новый род лихенофлоры СССР. Весцi Акад. нав. БССР, 3.

Инашвили Ц. Н. **1975**. Сем. *Pannariaceae*. В кн.: Определитель лишайников СССР, 3, Л.

Княжева Л. А. **1973а**. Лишайники юга Приморского края. Комаровские чтения, 20, Владивосток. — **1973б**. Лишайники юга Приморского края. Канд. дис., библ. ДВНЦ АН СССР, Владивосток. — **1974**. Стволовые лихеносинузии

в темнохвойных лесах на юге Приморского края. Тр. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР, 22 (125). Владивосток.
Кравчук С. В. **1973.** Некоторые редкие и интересные лишайники южной части Красноярского края и Тувы. В кн.: Вопросы ботаники и физиол. раст. 3, Красноярск.
Окснер А. Н. **1940—1942.** Анализ и история происхождения лихенофлоры Советской Арктики. Докт. дис., Ин-т. бот. АН УССР, Киев—Киров.
Acharius E. **1810.** Lichenographia Universalis. Gottingae. — **1814.** Synopsis methodica Lichenum. Lundae, 202—203.
Ahmadjian V. **1967a.** A guide to the algae occurring as lichen symbionts: isolation, culture, cultural physiology and identification. Phycologia, 6. — **1967б.** The Lichen Symbiosis. Blaisdell Publ. Co., Waltham, Mass.
Hale M. E. Jr. **1957.** Corticolous lichen flora of the Ozark Mountains. Trans. Kansas. Akad. Sci., 60 : 155—160.
Henssen A. **1963.** Eine Revision der Flechtenfamilie *Lichinaceae* und *Ephebaceae.* Symb. Bot. Upps., 181.
Henssen A., H. Jahns. **1974.** Eine Einführung in die Flechtenkunde, 285—329. Georg Thieme Verlag., Stuttgart.
Malme G. O. **1925.** Die *Pannariaceen* des Regnellschen Herbars. Ark. för Bot., 20 A, 3 : 1—23.
Müller Arg. J. **1882.** Lichenologische Beiträge. XV. Flora, 65 : 316—322. Regensburg.
Poelt J. **1973.** Classification. In: The Lichens, 599—632, A. P., N. Y., London.
Räsänen V. **1943.** Das System der Flechten. Acta Bot. Fenn., 33.
Santesson R. **1952.** Foliicolous Lichens, I. Symb. Bot. Upps., 12, 1 : 413—421.
Swinscow T. D. V., H. Krog. **1976.** The genus *Coccocarpia* in East Africa. Norw. J. Bot., 23 : 251—259.
Tavares C. N. **1960.** About the occurrence of *Coccocarpia parmelioides* (Hook.) Trev. s. l. in Portugal and Morocco. Port. Acta Biol. (B), 7, 1 : 1—10.
Vainio E. A. **1890.** Étude sur la classification naturelle et la morphologie des lichens du Brésil, I—II. Acta Soc. Fauna Fl. Fenn., 7. — **1915.** Additamenta ad Lichenographiam Antillarum illustrandam. Ann. Acad. Sci. Fenn., ser. A, 6, 7 : 103. — **1921.** Lichenes insularum Fhilippinarum. Ill. Ann. Acad. Sci. Fenn., ser. A, 15.
Zahlbruckner A. **1907.** *Lichenes* (Flechten). In: Engler A., K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1. — **1925.** Catalogus Lichenum Universalis, 3. — **1927.** Additamenta ad Lichenographiam Japoniae. Bot. Mag. Tokyo, 41 : 313—364. — **1941.** Lichenes Novae Zelandiae. Denk. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 104 : 249—380. — **1943.** Flechtenflora von Java. Feddes Repert. Sp. Nov. Beih., 127 : 1—80.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 10 II 1978.

SUMMARY

In the article the results of critical study of lichens from the tropogenous genus *Coccocarpia* Pers. in the U. S. S. R., represented by the species *C. erythroxili* (Spreng.) Swinsc. et Krog and *C. cronia* (Tuck.) Vain. are presented. The history of the studying of this genus in the U. S. S. R. and its position in the system are elucidated; original descriptions of the above species are given; problems of their diagnostics, ecological specificities and geographical distribution on the territory of the U. S. S. R. are examined. The relic character of species mentioned within the mederate zone of East Asia is marked.

УДК 581.3 : 633.527.2

Т. Б. Батыгина, Т. Е. Фрейберг

ПОЛИЭМБРИОНИЯ У *POA PRATENSIS* L. (*POACEAE*)

T. B. BATYGINA, T. E. FREIBERG. POLYEMBRYONY IN *POA PRATENSIS* L. (*POACEAE*)

Рассмотрены случаи полиэмбрионии у *Poa pratensis*. Установлено наличие нуцеллярной эмбрионии и синергидной апогаметии. Выделены два типа адвентивных зародышей — с подвеском и без него. Высказано предположение о зависимости типа адвентивного зародыша от характера дифференциации инициальных клеток.

Явление апомиксиса довольно широко распространено среди покрытосемянных растений и вызывает постоянное внимание исследователей. Помимо теоретических аспектов, это явление представляет интерес и для решения селекционно-генетических задач, поскольку имеет ряд преимуществ по сравнению с амфимиксисом. Они проявляются в относительной константности потомства, возможности получения нерасщепляющихся форм, закреплении в потомстве гетерозиса и других полезных признаков (Петров, 1964, 1970; Хохлов, Малышева, 1970, и др.).

В семействе злаков апомиктический способ воспроизводства наиболее часто встречается в роде *Poa* (Nischimura, 1922; Andersen, 1927; Müntzing, 1933; Grazi et al., 1961; Кордюм, 1970; Мирошниченко, 1970а, б; 1974, Солнцева и др., 1977, и др.). Однако анализ литературы по вопросам апомиксиса показал недостаточную изученность эмбриологических процессов в роде *Poa*. Вместе с тем только детальное эмбриологическое исследование в сочетании с изучением других аспектов апомиксиса может дать полную картину степени и характера апомиксиса.

Внутри рода *Poa* встречаются все основные виды репродукции. У всех видов мятликов наряду с апомиктическим способом воспроизводства происходит и половое размножение. Так, даже у таких факультативных апомикатов, какими являются *P. pratensis* и *P. alpina*, генетико-цитологический анализ и эмбриологические исследования показывают наличие полового процесса, в результате чего образуется нормальный половой зародыш (Müntzing, 1933; 1940; Akerberg, 1941; Hakansson, 1943, 1944; Grazi et al., 1961; Батыгина, Кириллова, 1971; Батыгина, 1974). При этом соотношение половых и апомактических форм может сильно варьировать в пределах вида и даже внутри отдельных биотипов. Апомиктический способ размножения в роде *Poa* был впервые показан Мюнтцингом (Müntzing, 1933) у *P. pratensis*, а к настоящему времени он установлен и для ряда других видов этого рода:

P. annua, *P. arctica*, *P. ampla*, *P. bulbosa*, *P. compressa*, *P. granatica*, *P. glauca*, *P. nemoralis*, *P. nevrosa*, *P. palustris* и *P. scabrella* (Nischimura, 1922; Andersen, 1927; Müntzing, 1933, 1940; Akerberg, 1939, 1941, 1943; Hakansson, 1943, 1948; Nielsen, 1946, 1947; Nygren, 1950, 1951; Nissen, 1950; Grün, 1955; Skalinska, 1959; Grazi et al., 1961; Петров, 1964, 1970; Жиров, 1967, 1970; Жиров, Шевцова, 1968; Кордюм, 1970; Мирошниченко, 1970а, 1974, Хохлов, Малышева, 1970, и др.). Поскольку до сих пор не существует единой классификации апомиксиса, мы воспользуемся клас-

сификацией, предложенной В. А. Поддубной-Арнольди, (1976), согласно которой существуют следующие типы апомиксиса: I — партеногенез, II — апогаметия, III — апоспория, IV — нуцеллярная эмбриония, V — интегументальная эмбриония. По этой классификации к апомиксису относятся «лишь те формы размножения, по внешнему виду похожие на половые, при которых новые организмы у покрытосемянных возникают из семян, но всегда при отсутствии оплодотворения и в большинстве случаев при отсутствии мейоза и замене его митозом» (Поддубная-Арнольди, 1976, с. 358).

Остановимся на тех типах апомиксиса, которые наблюдались у различных видов мятликов.

Апоспория — наиболее распространенное явление в роде *Poa* характеризуется развитием женского гаметофита из в основном диплоидных клеток спорофитной ткани. В результате трех митотических делений нуцеллярной инициальной клетки формируется апоспорический зародышевый мешок, все элементы которого имеют диплоидный набор хромосом. Этот тип апомиксиса обнаружен у *P. arctica*, *P. granatica* и *P. pratensis* (Arkerberg, 1939, 1943; Tinney, 1940; Hakansson, 1943, 1944; Nielsen, 1946; Nygren, 1950; Grazi et al., 1961; Кордюм, 1970; Мирошниченко, 1970а, 1974; Батыгина, Маметьева, 1979).

Партеногенез у мятликов отмечен многими исследователями (Andersen, 1927; Müntzing, 1933; Akerberg, 1939; Tinney, 1940; Nielsen, 1946; Hakansson, 1948; Nygren, 1951; Grün, 1955; Skalinska, 1959; Grazi et al., 1961). Так, по последним данным Е. Я. Мирошниченко (1970а), в зародышевых мешках цветков сибирских форм мятликов, фиксированных в первый день цветения, обнаружены зародыши из четырех-восьми клеток и более; при этом наблюдались неповрежденные синергиды и несливившиеся полярные ядра. Процесс оплодотворения ни в одном случае автором не обнаружен. Польская исследовательница М. Скалинска (Skalinska, 1959) еще в бутонах цветков *P. granatica* наблюдала первое деление неоплодотворенной диплоидной яйцеклетки в апоспорическом зародышевом мешке. На более поздних стадиях развития соцветия, непосредственно перед опылением, зародыши состояли уже из шести-четырнадцати клеток.

Факты партеногенетического развития зародыша у *P. pratensis* подтверждаются опытами, проведенными в условиях, исключающих возможность попадания своей и чужеродной пыльцы на рыльца цветков (Tinney, 1940; Skalinska, 1959). Следует отметить, что автономное развитие яйцеклетки в зародыш, как правило, требует оплодотворения полярных ядер, без чего не развивается полноценного эндосперма (Tinney, 1940; Skalinska, 1959, и др.).

Партеногенетическое развитие зародыша у мятликов отмечается при диплоспории — зародышевый мешок развивается из макроспоры, но без редукционного деления, в результате чего все элементы зародышевого мешка становятся диплоидными. Это явление отмечено для *P. alpina*, *P. glauca*, *P. nemoralis*, *P. nevrosa* и *P. palustris* (Müntzing, 1940; Hakansson, 1943, 1944; Nyrgen, 1950; Grun, 1955; Жиров, 1967, 1970; Жиров, Шевцова, 1968). В рассмотренных типах апомиксиса имеется диплоидная яйцеклетка, что, по мнению некоторых авторов, у ряда покрытосемянных может способствовать ее партеногенетическому развитию (Müntzing, 1940; Hakansson, 1944, и др.).

Кроме вышеописанных типов апомиксиса, у мятликов наблюдаются и другие его формы — нуцеллярная эмбриония и апогаметия. Как известно, все клетки зародышевого мешка тотипотентны и являются потенциальными гаметами. При этом, как отмечает М. С. Яковлев (1957, с. 204), «все клетки микропилярного отдела зародышевого мешка в большей степени сохраняют свои потенциальные возможности в качестве половых элементов. В случае, если процесс функциональной дифференцировки запаздывает или по каким-либо причинам не доходит до конца, любая клетка микропилярной группы может стать гаметой и быть зачатком зародыша». Образование

же зародышей в халазальном районе зародышевого мешка происходит значительно реже, и обусловливается это, по мнению М. С. Яковлева (1957), самим положением антипод в зародышевом мешке и функциональным различием их по сравнению с элементами микропилярной группы.

О наличии нуцеллярной эмбрионии в роде *Poa* единственное упоминание имеется в работе Нишимуры (Nischimura, 1922). Этот автор, исследуя явление полиэмбрионии у *P. pratensis*, обнаружил многочисленные примеры того, как нуцеллярные клетки в микропилярном и антиподальном районах зародышевого мешка развивались в почкообразные выросты, весьма сходные с нуцеллярными зародышами, описанными у *Citrus* Страсбургером (Strasburger, 1878). Возникновение таких почкообразных выростов Нишимура связывает с разрастанием нуцеллярной ткани. Данные Нишимуры о наличии нуцеллярной эмбрионии у мятлика не были подтверждены, и на протяжении многих лет продолжало существовать мнение, что нуцеллярная эмбриония в роде *Poa* не встречается (Andersen, 1927; Tinney, 1940; Grazi et al., 1961, и др.).

Сведений о наличии апогаметии — развитии зародышей из клеток синергид или антипод — в роде *Poa* очень мало. Отмечено лишь развитие зародыша из синергиды диплоспорической формы *P. palustris* (Жиров, Шевцова, 1968).

Материал и методика

Сбор материала по различным видам мятликов — *P. annua*, *P. nemoralis*, *P. palustris*, *P. pratensis* — проведен в Ленинградской обл. в 1967—1969 гг.[1] Обработка материала проводилась по методике, общепринятой для эмбриологического исследования с учетом особенностей, характерных для злаков (Батыгина, 1974). В качестве фиксирующей жидкости использовалась модификация фиксатора Карнуа (3 ч. абсолютного спирта на 1 ч. уксусной кислоты). Препараты окрашивались генциан-виолетом по Ньютону с подкраской оранж. G.

В настоящем статье обсуждаются нуцеллярная эмбриония и апогаметия у *P. pratensis*.

Рассмотрим образование нуцеллярных зародышей (эмбриоидов).[2] Как известно из литературы, возникновению нуцеллярных зародышей предшествует образование инициальных клеток. Сведения об их природе и происхождении весьма ограничены. Однако, как отмечал еще Магешвари (Maheshwari, 1950), клетки, принимающие участие в развитии нуцеллярных зародышей, становятся более богатыми цитоплазмой и активно делятся, образуя небольшие группы клеток, которые в конечном счете внедряются в зародышевый мешок и, разрастаясь, формируют нуцеллярные зародыши. В литературе до сих пор остается неясным вопрос о времени и месте возникновения этих инцциальных клеток в зародышевом мешке, их дифференциации, а также характере формирования из них адвентивных зародышей. Одни исследователи отмечали появление отдельных клеток или их групп на различных стадиях формирования зародышевого мешка еще задолго до опыления. Р. Капил (Kapil, 1961) у *Euphorbia dulcis* и Гальперин (Galperin, 1970) у *Nothoscordum fragrans* обнаруживали эти клетки только после опыления. Кроме того, имеются данные, что эти клетки и целые их группы встречаются и в неопыленных семяпочках, например *Ficus afganistanicum*. (Здруйковская-Рихтер, 1970). Следует отметить, что большинство исследователей склонялись к тому, что нуцеллярный зародыш возникает из одной клетки, которая, развиваясь подобно зиготе, дает начало будущему адвентивному зародышу (Наумова, 1970а, б; Наумова, Яковлев, 1972).

---

[1] Некоторые данные по развитию зародыша у различных видов мятлика были доложены на V эмбриологическом совещании (Батыгина, Кириллова, 1971), а отдельные этапы развития зародышевого мешка нами уже были рассмотрены (Батыгина, 1974).

[2] Эмбриоид — биполярная структура, образующаяся асексуально из любой соматической клетки in vivo и in vitro (подробнее см. Батыгина и др., 1978).

Анализ литературы и наши данные позволяют предполагать, что формирование нуцеллярных зародышей может идти двумя путями: через обособление эмбрионального клеточного комплекса (ЭКК), образующегося из нуцеллярных клеток или непосредственно из одной инициальной клетки нуцеллуса.

Первый путь образования эмбриоидов — дифференциация группы инициальных клеток в нуцеллярной ткани, окружающей зародышевый мешок (рис. 1). Эти клетки характеризуются большими размерами, крупными ядрами, густой цитоплазмой и наличием в ней крахмала. Обращают на себя внимание обособленность этого клеточного комплекса, заметная уже на ранней стадии его развития, и его внедрение в полость зародышевого мешка. Формируется ЭКК вблизи плаценто-халазы или в районе антипод. Антиподы в это время уже проявляют признаки дегенерации, что видно по их сильной вакуолизации и дегенерации ядер. Более продвинутая стадия дифференциации ЭКК представлена на рис. 2. ЭКК здесь уже сильно разросшийся, глубоко внедряется в полость зародышевого мешка. Местоположение этого комплекса идентично участку инициальных клеток, изображенному на рис. 1. О времени возникновения ЭКК трудно говорить, но, судя по зародышам, имеющимся в таких зародышевых мешках, можно полагать, что дифференциация этой группы клеток происходит почти одновременно с развитием зародышей. В подтверждение наших наблюдений и выводов имеются аналогичные, отмеченные в литературе случаи дифференциации инициальных клеток нуцеллуса и развития из них нуцеллярных зародышей у видов, склонных к нуцеллярной эмбрионии (Замотайлов, 1955 — у *Ficus carica*×*Morus alba*; Здруйковская-Рихтер, 1970 — у *Ficus afganistanicum*; Galperin, 1970 — у *Nothoscordum fragrans*). По данным Гальперина, вид *N. fragrans* проявляет сильную тенденцию к образованию адвентивных зародышей из слоя клеток, непосредственно граничащих с зародышевым мешком. Инициальные клетки можно наблюдать уже на стадии двуядерного мешка, а ко времени формирования зрелого зародышевого мешка и дифференциации яйцевого аппарата эти клетки, разрастаясь и делясь, внедряются в полость зародышевого мешка. Далее из них формируется ЭКК, из которого может образоваться один или несколько адвентивных зародышей.

Второй способ формирования нуцеллярных зародышей — из одной инициальной нуцеллярной клетки. Это может происходить в различных частях зародышевого мешка, но чаще всего наблюдается в зоне, близкой к плаценто-халазе. По-видимому, существуют два типа таких нуцеллярных зародышей: «сидячие», без суспензора (рис. 3) и с суспензором (рис. 4). В клетках последних наблюдалось наличие крахмала. Материал по эмбриогенезу *P. pratensis* свидетельствует о том, что нуцеллярные зародыши в зародышевом мешке этого вида образуются чаще всего при наличии в последнем полового зародыша. При обоих способах формирования адвентивных зародышей наблюдается нормальное развитие эндосперма (рис. 3, 4).

Эмбриологические данные о наличии синергидной апогаметии у мятликов в литературе отсутствуют, данные же цитогенетического анализа позволяют делать предположения о том, что синергидная апогаметия может встречаться в роде *Poa*, и в частности у *P. pratensis*. Наше исследование дает возможность предполагать, что это явление встречается у *P. pratensis* (рис. 5); здесь представлена микропилярная часть зародышевого мешка *P. pratensis* с двумя многоклеточными зародышами. В большом зародыше отмечается формирование щитка, точки роста и элементов прокамбиального тяжа. Интересной особенностью этого зародыша является наличие в некоторых его частях крахмала. Непосредственно над первым, в микропилярном отделе расположен второй зародыш, значительно меньших размеров, но также показывающий признаки ранней дифференциации (наличие эмбриодермы). Местоположение этого зародыша, значительно меньший его размер и меньшая степень дифференциации позволяют предположить здесь случай редуцированной апогаметии — возникновение зародыша из синергиды.

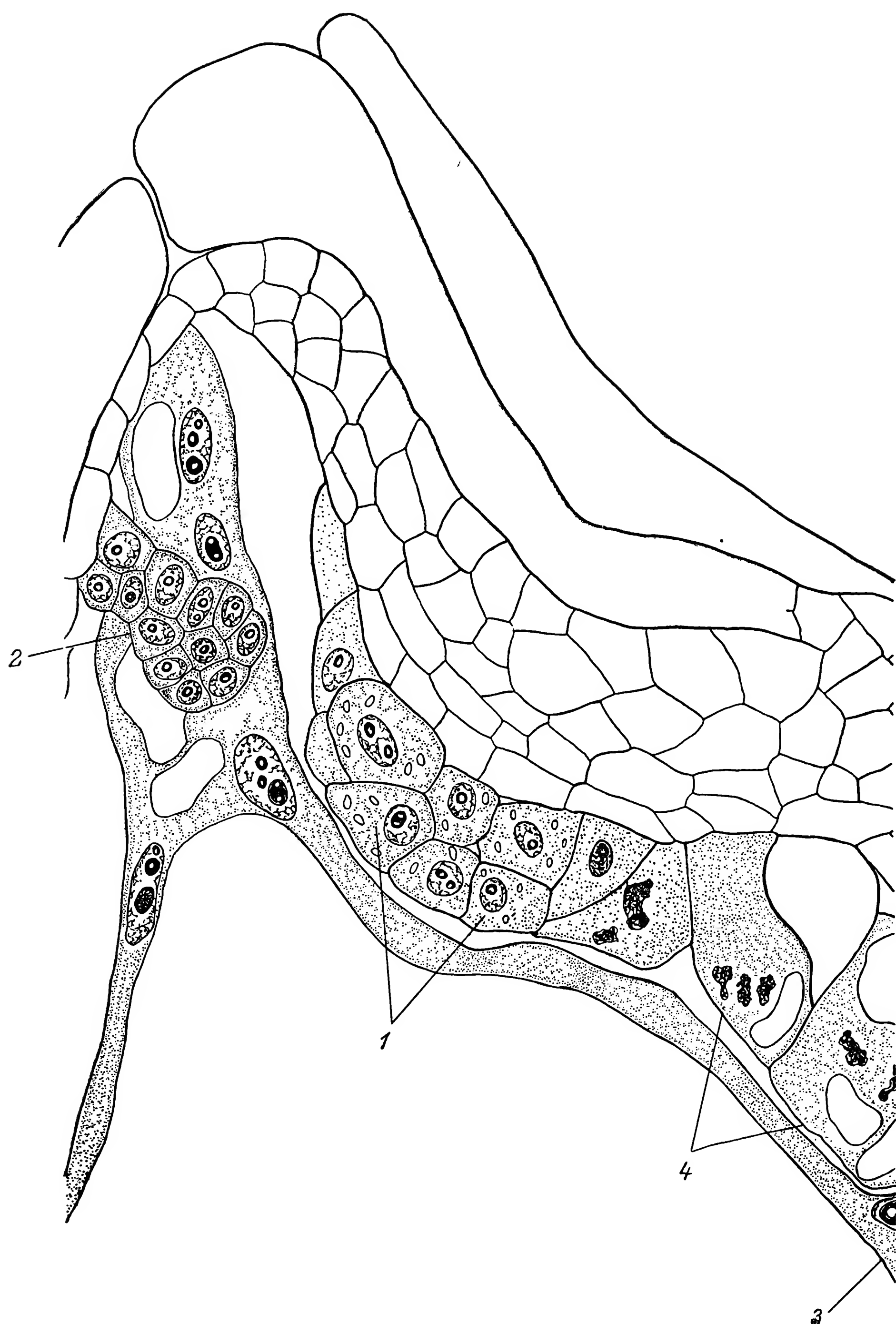


Рис. 1. Микропилярная область зародышевого мешка *Poa pratensis*.

1 — группа крупных сильно вакуолизированных клеток нуцеллуса, *2* — зародыш, *3* — эндосперм, *4* — антиподы.

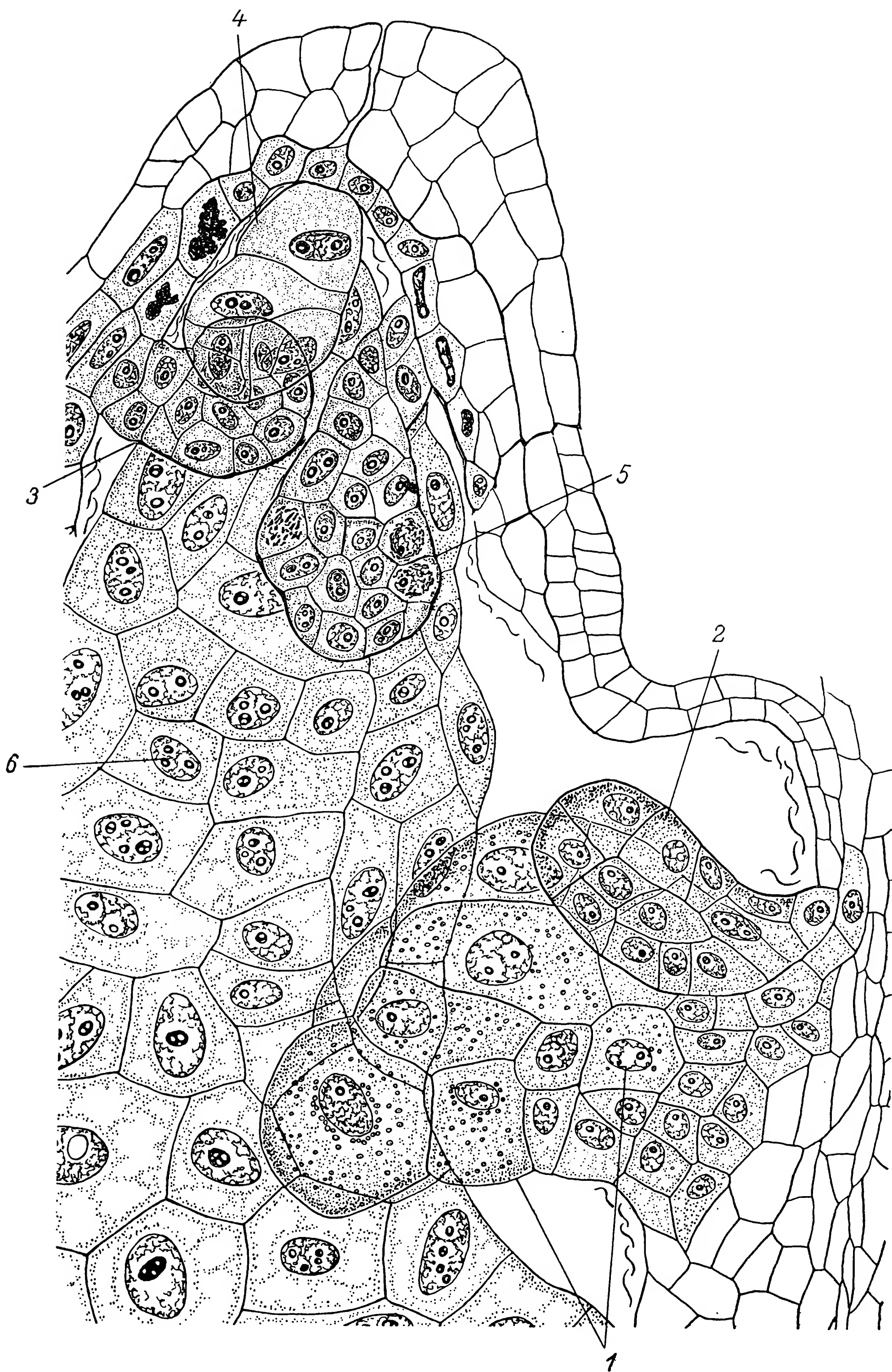


Рис. 2. Микропилярная область зародышевого мешка *Poa pratensis*.

1 — эмбриональный клеточный комплекс (ЭКК); *2* — нуцеллярный зародыш; *3—5* — зародыши; *6* — эндосперм, цитоплазма клеток эндосперма сильно вакуолизирована.

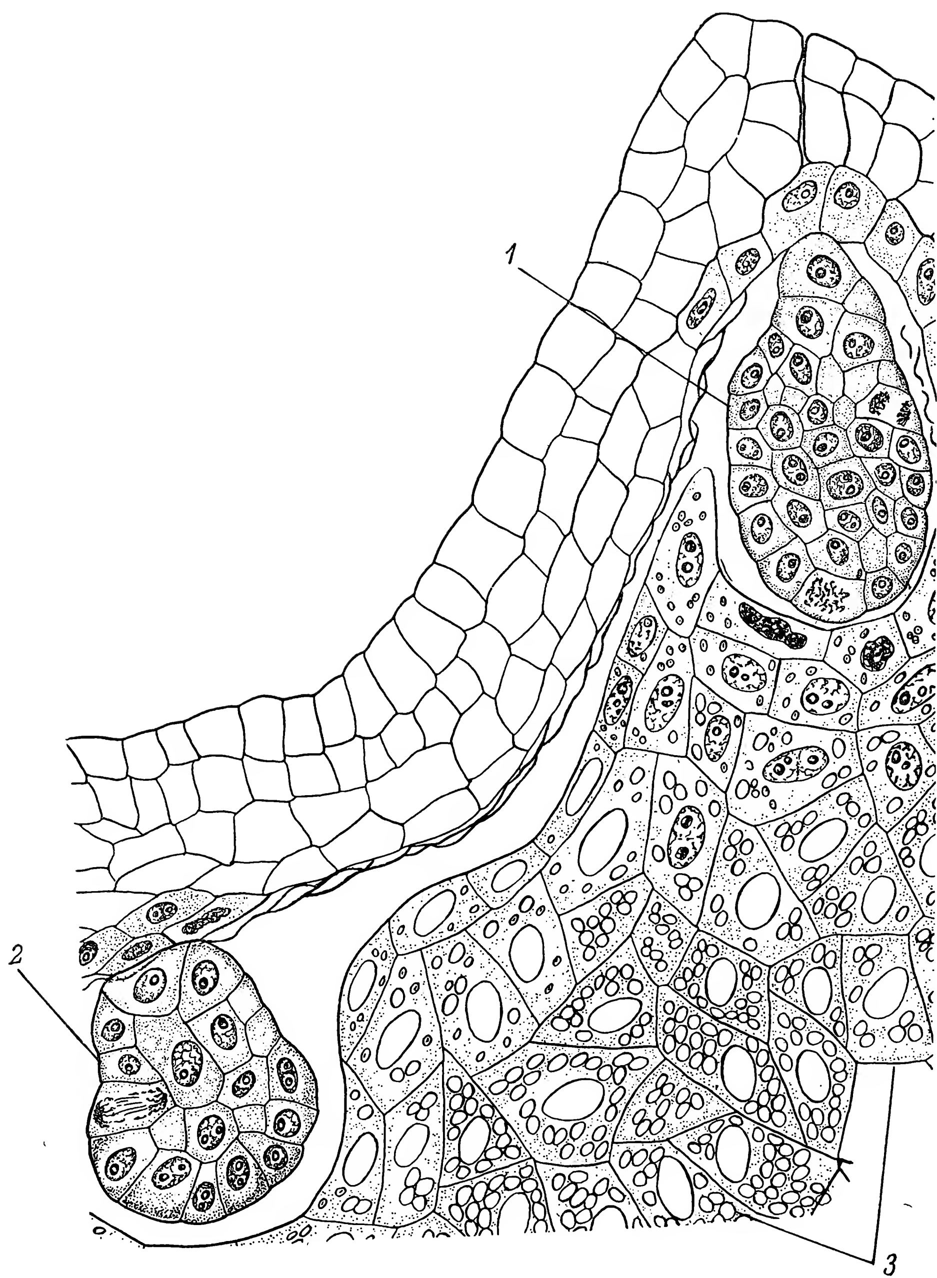


Рис. 3. Микропилярная часть зародышевого мешка *Poa pratensis.*

1 — половой зародыш, *2* — нуцеллярный зародыш, *3* — эндосперм.

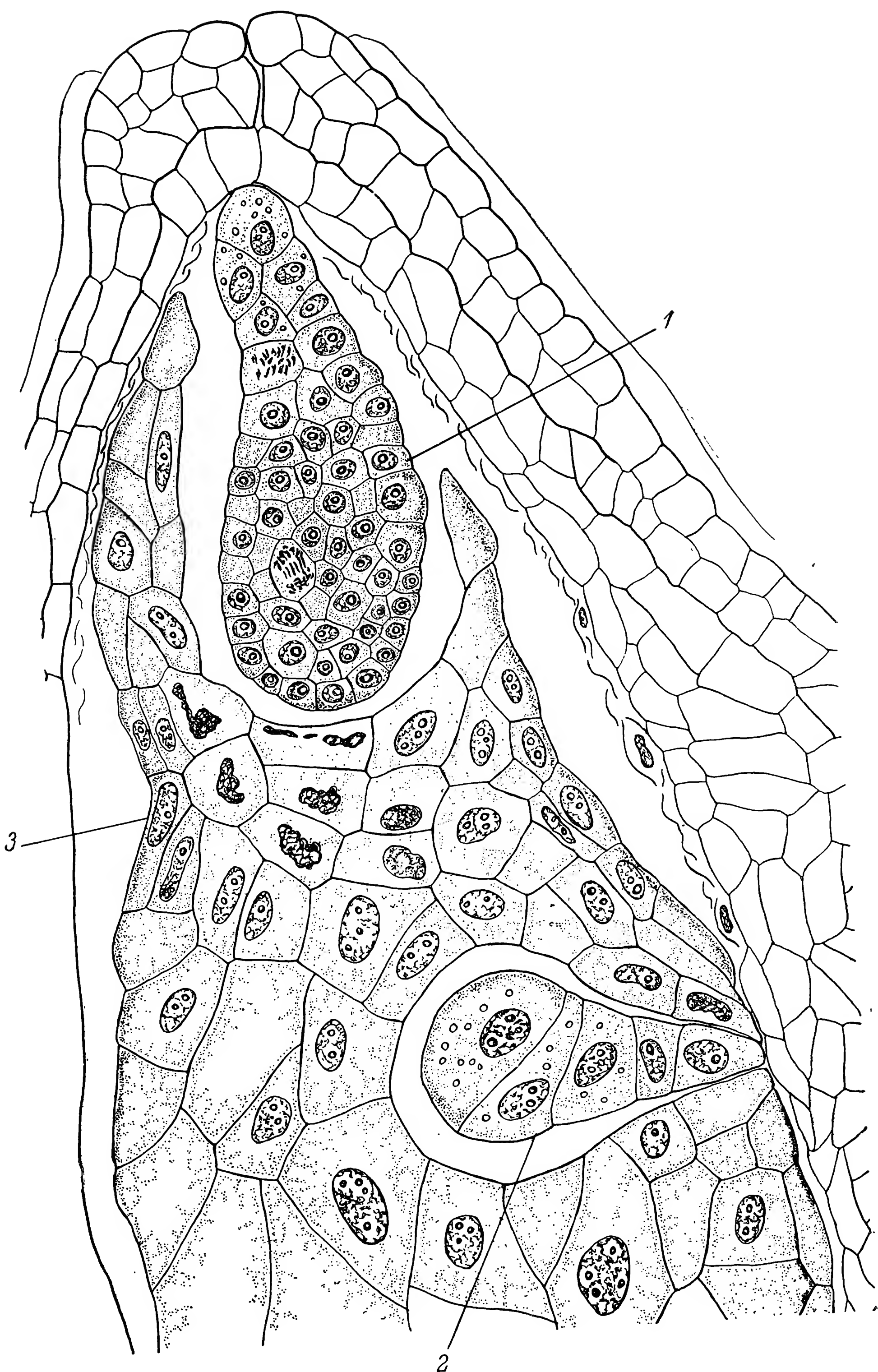


Рис. 4. Микропилярная часть зародышевого мешка *Poa pratensis*.

1, *2* — то же, что на рис. 3; *3* — эндосперм, клетки эндосперма сильно вакуолизированы.

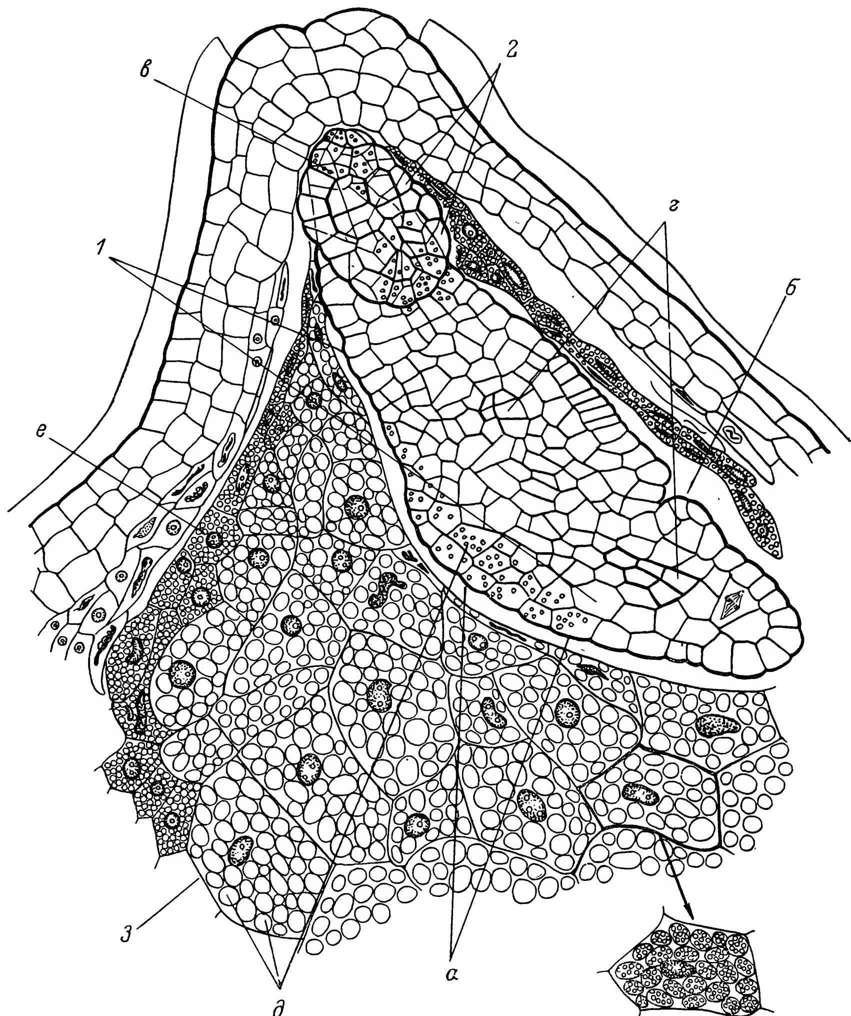


Рис. 5. Микропилярная часть зародышевого мешка *Poa pratensis*.

1 — зиготический зародыш (*а* — щиток, *б* — колеоптиле, *в* — суспензор, *г* — элементы проводящей системы, *д* — крахмальные зерна); *2* — синергидный зародыш; *3* — эндосперм клеточный, клетки заполнены крахмалом (*е* — алейроновый слой эндосперма).

Большей частью в таких зародышевых мешках развивается нормальный эндосперм, характерный по структуре для всех злаков. Его дифференциация выражается прежде всего в накоплении крахмала и алейронового слоя.

Обсуждение результатов

При исследовании различных видов мятлика наблюдается явление полиэмбрионии. Частота ее различна для разных видов и, по данным некоторых исследователей, колеблется от 2—3 до 31—42% (Armstrong, 1937; Akerberg, 1939, и др.). При этом для апомиктичных форм мятлика наблюдается гораздо больший процент многозародышевости, чем у половых (Nissen, 1950). Так, у *P. pratensis* частота полиэмбрионии для апомиктических разновидностей в три раза выше, чем для половых форм (Akerberg, 1939; Nissen, 1950, и др.). Число зародышей в семенах мятликов варьирует от двух до восьми (Nissen, 1950). Чаще всего полиэмбриония у различных видов мятлика обнаруживается при прорастании зрелых семян. В литературе почти отсутствуют работы по ранним стадиям развития апомиктических зародышей мятлика. Вместе с тем те типы апомиксиса, которые зарегистрированы для мятлика, и в частности для *P. pratensis*, а именно —

апоспория, нередуцированный партеногенез — могут приводить к возникновению полиэмбрионии (Поддубная-Арнольди, 1976).

Как уже отмечалось, возникновению апомиктических форм зачастую способствует повышение плоидности. Начиная со Страсбургера, многие исследователи отмечали, что апомиктически размножающиеся виды имеют более высокие числа хромосом, чем близкие к ним половые виды. Надо сказать, что *P. pratensis* по сравнению с другими видами мятлика является высокополиплоидным и характеризуется отсутствием стабильности хромосомного состава — колебания от 2n=49 до 2n=106 (Grün, 1955).

В нашем исследовании мы наблюдали у *P. pratensis* различные формы апомиксиса, уже отмеченные в литературе, но, кроме того, предположительно обнаружили у этого вида синергидную апогаметию.

Развитие нуцеллярных зародышей, по нашим данным, может происходить как в нормально развитых зародышевых мешках, так и в апоспорических (Батыгина, Маметьева, 1979). В связи с тем, что нами были отмечены случаи двойного оплодотворения, мы не можем с полной достоверностью сказать, каким образом произошло развитие основных зародышей: являются ли они зиготическими или же возникли в результате партеногенеза. В большинстве случаев адвентивные зародыши образуются в нормально развитых зародышевых мешках.

Следует отметить, что явление нуцеллярной эмбрионии все больше привлекает внимание исследователей в качестве модели, которая может объяснить многие морфогенетические процессы, идущие при эмбриоидогенезе in vitro (Galperin, 1970; Haccius, Bhandari, 1974, и др.). Анализ литературных данных (Батыгина и др., 1978) и исследование явления нуцеллярной эмбрионии у мятлика, представленные в настоящей работе, позволяют сказать, что способы развития эмбриоидов in vivo (нуцеллярные зародыши) и эмбриоидов in vitro сходны.

Эмбриоиды в зародышевом мешке у *P. pratensis* могут возникать двумя способами: из одной клетки нуцеллуса (подобно половому зародышу) или через ЭКК.[3]

Можно допустить, что нуцеллус состоит из двух типов клеток. Одни клетки нуцеллуса в процессе его развития остались меристематическими («меристема ожидания»), другие — дифференцировались. Первые могут сразу функционировать как зиготы, вторые проходят этап дедифференциации, сопровождающейся пролиферацией нуцеллярной ткани (как и in vitro); ее следствием является образование ЭКК, посредством которого и дифференцируются эмбриоиды. Несколько отличен и характер формирования нуцеллярных зародышей, который, возможно, зависит от способа их возникновения — из одной клетки нуцеллуса или через ЭКК. Хациус и Бандари (Haccius, Bhandari, 1974) считают, что in vitro образуются эмбриоиды, большей частью не имеющие суспензора, потому что его заменяет вся группа клеток, посредством которой они формируются. Можно допустить, что образование эмбриоидов из клеточного комлекса in vitro происходит аналогично формированию нуцеллярных зародышей in vivo, т. е. признать тождество между ЭКК из клеток нуцеллуса и ЭКК в культуре. Тем не менее мы не может полностью согласиться с авторами, утверждающими, что нуцеллярные зародыши не имеют подвеска. Вероятнее всего, существуют различные типы нуцеллярного зародыша и характер их формирования в сильной степени зависит от первых этапов его дифференциации, точнее дифференциации его инициальных клеток.

Необходимо остановиться еще на одной особенности нуцеллярных зародышей у *P. pratensis*, а именно на их местоположении в зародышевом мешке. Возникают они либо в микропилярной части зародышевого мешка, либо в районе плаценто-халазы. Очевидно, более частое появление зародышей в этих районах можно объяснить, помимо генетической детерминированности, еще и наличием дополнительных источников питания, таких как

---

[3] Подробно его образование in vitro описано в работе Батыгиной и др. (1978).

разрушающиеся синергиды и пыльцевое содержимое (при наличии полового процесса или псевдогамии) в микропилярном отделе, и наличием мощного сосудистого пучка и большого числа крупных антипод в халазальной области зародышевого мешка.

Итак, можно предполагать, что полиэмбриония у *P. pratensis* базируется не только на апоспории, но также является следствием и других типов апомиксиса.

Выводы

1. Анализ литературных данных и результаты нашего исследования показали, что у апомиктичного вида *Poa pratensis* наблюдаются различные типы апомиксиса: апоспория, партеногенез, нуцеллярная эмбриония и предположительно апогаметия.
2. Нуцеллярные зародыши (эмбриоиды) у *P. pratensis* чаще возникают в двух областях зародышевого мешка — в микропилярной и в районе плаценто-халазы.
3. Разные типы нуцеллярных зародышей (с суспензором и без него), вероятно, связаны с различием в дифференциации инициальных нуцеллярных клеток.
4. У *P. pratensis* нуцеллярные зародыши могут образовываться двумя способами: из одной клетки, подобно зиготическому зародышу, и через эмбриональный клеточный комплекс (ЭКК).
5. В зародышевых мешках *P. pratensis*, в которых отмечается полиэмбриония, наблюдается нормальное развитие эндосперма.

ЛИТЕРАТУРА

Батыгина Т. Б. 1974. Эмбриология пшеницы.

Батыгина Т. Б., В. Е. Васильева, Т. Б. Маметьева. 1978. Проблемы морфогенеза in vivo и in vitro. Эмбриоидогенез покрытосемянных растений. Бот. ж., 63, 1.

Батыгина Т. Б., Н. М. Кириллова. 1971. Эмбриогенез мятлика. Тез. Всес. совещ. по эмбриологии растений.

Батыгина Т. Б., Т. Б. Маментьева. 1979. К эмбриологии рода *Poa* L. В кн.: Актуальные проблемы эмбриологии. Л.

Жиров Е. Г. 1967. Цитоэмбриологическое изучение наследования диплоспории у *Poa palustris*. В кн.: Цитология и генетика культурных растений. Новосибирск. — 1970. Влияние числа хромосом на апомиксис у *Poa palustris* L. В кн.: Апомиксис и селекция. М.

Жиров Е. Г., Л. С. Шевцова. 1968. Частота и тип полиэмбрионии у растений *Poa palustris* L. на разных степенях плоидности. В кн.: Мат. к симпоз. молодых ученых Новосибирска, посвященному 50-летию ВЛКСМ. Новосибирск.

Замотайлов С. С. 1955. Эмбриология инжира при разных вариантах опыления. Изв. АН СССР, сер. биол., 2.

Здруйковская-Рихтер А. И. 1970. Культивирование апомиктичных зародышей in vitro. В кн.: Апомиксис и селекция. М.

Кордюм Е. Л. 1970. Апомиксис в роде *Poa*. В кн.: Апомиксис и селекция. М.

Мирошниченко Е. Я. 1970а. Апомиктичные формы мятликов Сибири и перспективы их интродукции. В кн.: Апомиксис и селекция. М. — 1970б. Отдаленная гибридизация при псевдогамии у факультативных апомиктов из рода *Poa*. В кн.: Отдаленная гибридизация растений. Зерновые и зерно-бобовые культуры. М. — 1974. Использование апомиксиса в селекции мятлика. Числа хромосом и признаки апомиктичных биотипов *Poa pratensis* L. В кн.: Апомиктическое размножение и гетерозис. Новосибирск.

Наумова Т. Н. 1970а. Развитие половых и апомиктических зародышей у бересклета европейского *Euonymus europaea* L. Бот. ж., 55, 5. — 1970б. Полиэмбриония у *Euonymus macroptera* Rupr. и *E. planipes* (Koehne). Бот. ж., 55, 9.

Наумова Т. Н., М. С. Яковлев. 1972. Адвентивная эмбриония у покрытосеменных растений. Бот. ж., 57, 8.

Петров Д. Ф. 1964. Апомиксис и отдаленная гибридизация. В кн.: Цитология и селекция культур. раст. Новосибирск. — 1970. Генетически регулируемый апомиксис как способ закрепления гетерозиса и его значение для селекции. В кн.: Апомиксис и селекция. М.

Поддубная-Арнольди В. А. 1976. Цитоэмбриология покрытосеменных растений.

Солнцева М. П., В. П. Левковский, Т. И. Кищечникова. 1977. К эмбриологии мятликов (*Poa* L.) о-ва Врангеля. ДАН СССР, 237, 1.

Хохлов С. С., Н. А. Малышева. 1970. Распространение и развитие апомиксиса в семействе злаков. В кн.: Апомиксис и селекция. М.
Яковлев М. С. 1957. Основные типы полиэмбрионии у высших растений. Тр. БИН, 7, 4.
Akerberg E. 1939. Apomictic and sexual seed formation in *Poa pratensis*. Hereditas, 15, 3. — 1941. Cytogenetic studies of *Poa pratensis* and its hybrids with *P. alpina*. Hereditas, 28, 1. — 1943. Further studies of the embryo and endosperm development in *Poa pratensis*. Hereditas, 29, 3.
Andersen A. 1927. Development of the female gametophyte and caryopsis of *Poa pratensis* and *P. compressa*. J. Agr. Res., 34.
Armstrong J. 1937. A cytological study of the genus *Poa* L. Carn. J. Res., 15.
Galperin W. 1970. Embryos from somatic plant cells. In Control Mechanisms in the Expression of cellular Phenotypes. Symp. Int. Soc. Cell, Biol., 9.
Grün P. 1955. Cytogenetic studies in *Poa*. III. Variation within *Poa nevrosa*, an obligate apomict. Amer. J. Bot., 42, 9.
Grazi F., M. Umaerus, E. Akerberg. 1961. Observation of the mode of reproduction and embryology of *Poa pratensis*. Hereditas, 47, 4.
Haccius B., N. N. Bhandari. 1974. Delayed histogen differentiation as a common primitive character in all pypes of non-zygotic embryos. Phytomorphology, 25, 1.
Hakansson A. 1943. Die Entwicklung des Embryosacks und die Befruchtung bei *Poa alpina*. Hereditas, 29, 3. — 1944. Ergänzende Beiträge zur Embryologie von *Poa alpina*. Bot. Notiser, 1, 4. — 1948. Embryology of *Poa alpina* plants with accessory chromosomes. Hereditas, 34, 1—2.
Kapil R. 1961. Some embryological aspects of *Euphorbia dulcis* L. Phytomorphology, II, 1.
Müntzing A. 1933. Apomictic and sexual seed formation in *Poa*. Hereditas, 17, 2. — 1940. Further studies on apomixis and sexuality in *Poa*. Hereditas, 24, 1.
Maheshwari P. 1950. An introduction to the embryology of angiosperms.
Nielsen E. 1946. The origin of multiple macrogametophytes in *Poa pratensis*. Bot. gaz., 108, 1. — 1947. Development sequence of embryo and endosperm in apomictic and sexual forms of *Poa pratensis*. Bot. Gaz., 108, 4.
Nischimura M. 1922. On the germination and the polyembryony of *Poa pratensis* L. Bot. Mag. Tokyo, 36.
Nissen O. 1950. Chromosome numbers, morphology and fertility in *Poa pratensis* L. from Southeastern Norway. Agron. J., 42, 3.
Nygren A. 1950. Cytological and embryological studies in arctic *Poa*. Symb. Bot. Upsaliens, 10, 4. — 1951. Embryology of *Poa*. Carnegie Inst. Wash. Year Book, 50, 1.
Skalinska M. 1959. Embryological studies in *Poa granatica* Br. Bl., an apomict species of the carpathion rangl. Acta Biol. Cracoviensia, ser. bot., 2, 2.
Strasburger E. 1878. Über Polyembryonie. Naturwiss., 12, 4.
Tinney R. 1940. Cytology of parthenogenesis in *Poa pratensis* L. J. Agricult. Res., 60, 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 VI 1977.

SUMMARY

Cases of polyembryony in *Poa pratensis* are examined. The presence of nucellar embryony and synergidic apogamy in *P. pratensis* has been found out. Two types of adventive embryos — with suspensor and without it — have been distinguished. The type of adventive embryo is thought to be dependent on the mode of initial cells differentiation. In *P. pratensis* the nucellar embryos (embryoids) are most often generated in two areas of the embryo sac: in micropilar region and in that of placento-chalaze. Embryoids *in vivo* as wells as *in vitro* can be formed in two ways: directly and organizedly from one cell, like a sexual embryo, and by means of embryonic cell complex (ECC). Both these ways are inherent to nucellar embryos of *Poa pratensis*.

УДК (018) : 581.543 : 581.9

Б. В. Виноградов

ДИСТАНЦИОННАЯ ФЕНОЛОГИЯ В ГЕОБОТАНИКЕ

B. V. VINOGRADOV. REMOTE SENSING PHENOLOGY IN GEOBOTANY

Дистанционная фенология представляет собой метод изучения сезонной ритмики растительности и экологических условий путем сопоставления разносезонных аэро- и космических снимков одной и той же территории при сравнимых атмосферно-оптических условиях съемки. Разная технология фенооптических измерений позволяет изучать фенологические смены по точкам, профилям и картам. Наибольший интерес представляют автоматические методы обнаружения изменений и составления фенооптических карт.

Дистанционная фенология включает изучение сезонной ритмики растительности и экологических условий путем сопоставления повторных снимков Земли, полученных с самолетов и космических летательных аппаратов. Такие повторные съемки Земли производятся над одними и теми же территориями с определенными интервалами во времени с помощью различных дистанционных приемников — фотографических, спектрометрических, многоспектральных, телевизионных, инфракрасных, радиотеплолокационных. Преимуществом дистанционной фенологии является главным образом пространственно-временна́я интеграция фенологических наблюдений по повторным аэро- и космическим снимкам. Она обеспечивает получение интегральных характеристик с достаточной частотой и большой обзорностью и выявление сложных пространственных неоднородностей фенологического процесса. Трудности в интерпретации повторных дистанционных снимков состоят главным образом в дифференциации ритмики развития отдельных растений, фенологических синузий, отдельных экологических факторов, обладающих специфическими сезонными ритмами.

Дистанционная фенология возникла вместе с первыми опытами аэросъемки растительности (Самойлович, 1930, 1937). Отдельные примеры дистанционной фенологии описаны в монографиях по дистанционной индикации (Виноградов, 1966; Толчельников, 1974; Reeves, 1975). Обзоры литературы и методические предпосылки к дистанционной фенологии были опубликованы ранее (Colwell, 1968; Виноградов, 1969, 1977а; Галкина, Мелешко, 1974; Morain, 1974; Rabchevsky, 1977). Имели место два противоположных подхода к дистанционной фенологии: одни исследователи рассматривают дистанционную съемку как предназначенную для обнаружения фенологических смен (Виноградов, 1966), другие, наоборот, используют наземные фенологические наблюдения для планирования сроков дистанционных съемок (Харин, 1966). В задачу настоящей статьи входят обобщение мировых достижений дистанционной фенологии и определение места этого раздела в дистанционной экологии (которая, как известно, делится на четыре раздела: дистанционное изучение состава, структуры, ритмики и динамики экосистем — Виноградов, 1977б).

Для фенологического изучения растительности в первую очередь[1] была использована аэрофотосъемка лесов в разные сезоны (Самойлович, 1930, 1937, 1960; Sayn-Wittgenstein, 1961; Girard, 1970; Schram, 1974), посевов сельскохозяйственных культур (Brunnschweiler, 1957; Boesch, Brunnschweiler, 1960; Steiner, 1961; Виноградов, 1966; Schepis, 1968), пастбищ, степей и пустынь (Виноградов, 1956, 1960). Эти работы содержат многочисленные примеры разносезонных аэрофотоснимков отдельных растительных сообществ и их комбинаций, которые показывают сложную пространственную структуру фенологического процесса. Были проведены не только визуальные сопоставления повторных аэрофотоснимков, но и количественный анализ изменений оптической плотности разносезонных изображений (Виноградов, Янутш, 1957; Steiner, 1961; Афанасьев и др., 1975). Повторная аэрофотосъемка оказалась наиболее эффективным средством изучения тонкой пространственной структуры фенологических изменений, в особенности на популяционном, субфитоценотическом и фитоценотическом уровнях с размерностями элементов от первых десятков сантиметров до десятков метров.

Большим прогрессом в дистанционной фенологии благодаря более точной идентификации состава растительных сообществ и посевов сельскохозяйственных культур явились многоспектральные и многозональные съемки, проводимые в течение всего вегетационного периода одновременно в разных спектральных интервалах. В оптическом диапазоне наиболее информативны спектральные интервалы в зеленой $\lambda\lambda=0.52-0.56$, красной $\lambda\lambda=0.62-0.68$ и ближней инфракрасной зонах спектра $\lambda\lambda=0.8-1.1$ мкм.[2] Такие последовательные съемки в разных зонах спектра выполнены главным образом над посевами сельскохозяйственных культур (Richardson et al., 1972; Hay, 1974). Они позволили, помимо тонкой пространственной структуры, устанавливать видовой состав агроценозов.

Для получения более специфических дистанционных характеристик фенологических изменений растительности выполняются последовательные аэроспектрометрические съемки одних и тех же лесных участков, пустынных пастбищ и посевов сельскохозяйственных культур[3] (Беляева и др., 1966; Рачкулик, Ситникова, 1967). Такие съемки проводятся в видимой $\lambda\lambda=0.4-0.7$ и ближней инфракрасной $\lambda\lambda=0.7-1.1$ мкм зонах спектра со спектральным разрешением 0.05—0.1 мкм и дают специфические оптические критерии для выявления некоторых фенофаз. Главным преимуществом последовательных аэроспектрометрических измерений является возможность корректного физического объяснения феноптических изменений растительности. Очевидны, однако, и трудности проведения таких съемок: начиная с идентификации площади мишени и кончая стандартизацией сопоставимых атмосферно-оптических условий.

---

[1] В статье не затрагиваются аэровизуальные методы, которые хотя и перспективны для фенологических наблюдений (Самойлович, 1956), но исключают объективную регистрацию дистанционных данных.

[2] В статье приняты следующие обозначения: D — оптическая плотность негативного фотографического изображения, dD — разность оптической плотности, D_n — зональная оптическая плотность, BRP — параметр зональных отношений, e — основание натуральных логарифмов, K_λ — спектральный контраст $(r_{\lambda_1}-r_{\lambda_2})/(r_{\lambda_1}+r_{\lambda_2})$, r_λ — коэффициент спектральной яркости, R_n — зональный коэффициент яркости, m — надземная зеленая биомасса, T_R, °С — радиационная температура, T_B, К — радиояркостная температура, t — время (мес.), $\varkappa$ — излучательная способность, ν — пространственная частота, λ — длина волны электромагнитного спектра, φ^0 — географическая широта, $\lambda\lambda$ — спектральный интервал, $f(D)$ — функция оптической плотности, r — коэффициент корреляции.

[3] В настоящую работу не включены многочисленные наземные спектрофотометрические измерения сезонного хода коэффициента спектральной яркости растений и растительных сообществ (Olson, Good, 1962; Галкина, Мелешко, 1974; Brach, Mack, 1977), которые только после очень сложной процедуры пространственной интеграции, учета индикатрисс рассеивания света деятельной поверхностью растительного слоя и спектральной передаточной функции атмосферы, могут быть использованы в дистанционной фенологии.

Большой интерес представляет повторная съемка в средней инфракрасной зоне спектра в окнах прозрачности атмосферы λλ=3.4—5.6 и 8—14 мкм для изучения сезонной ритмики растительности, условий местообитания и их радиационных режимов (Myers, Heilman, 1969; Ellis, Vonder Haar, 1976). Спецификой дистанционных фенологических измерений радиационного режима в средней инфракрасной зоне спектра является, во-первых, сложный путь формирования дистанционного сигнала, интегрирующего вместе с влиянием растительности воздействие других компонентов геосистемы: излучение почвы и поглощение радиации атмосферой. Во-вторых, суточные изменения интенсивности приходящей солнечной радиации и метеорологические вариации прозрачности атмосферы настолько велики и быстры, что создают большие трудности в сопоставлении дистанционных измерений в этой зоне спектра даже через очень короткие промежутки времени.

Ежедневные телевизионные съемки с метеорологических ИСЗ дают обзорные фенологические характеристики растительности, сельскохозяйственных культур и экологических условий (Conover, 1965; Sabatini et al., 1971; Martin, 1973; Виноградов, 1976). Пространственное разрешение телевизионных снимков 0.3—3 км, но большая частота съемки (ежедневно или раз в несколько дней) и получение сопутствующих гидрометеорологических данных (о снеговом покрове, облачности, увлажнении) делают их очень полезными для фенологических наблюдений.

Наиболее перспективны для дистанционной фенологии многоспектральные последовательные снимки, получаемые со спутников изучения природных ресурсов типа «Лэндсат» и некоторых ИСЗ «Метеор». Наиболее часто сопоставлялись снимки, полученные с ИСЗ «Лэндсат» в интервалах 18 дней и более с пространственным разрешением 1 га и покрытием снимком 250 тыс. км^2. Такие наблюдения за сезонным развитием растительности были выполнены над различными районами США, Канады, Франции и других стран (Dethier et al., 1973; Ashley et al., 1973; Kirby, 1974; Ashley, Rea, 1975; Turner, 1976; Bentley, 1976). Они позволили получить наиболее корректные интегральные фенооптические характеристики различных растительных формаций на региональном и зональном уровнях.

Суть образования сезонного хода изменений дистанционного изображения определяется зависимостью оптических и радиационных дистанционных измерений коэффициента спектральной яркости r_λ, оптической плотности негатива D, излучательной способности $\varkappa$, радиационной температуры T_R, °С от сезонных изменений фитоценометрических характеристик надземной зеленой биомассы m, листового индекса L, проективного покрытия P, влагосодержания тканей w, относительной площади сухих обесцвеченных листьев и опада S_d. Наиболее показательной является зависимость оптических характеристик от зеленой надземной биомассы. В видимой (фотографической) зоне спектра λλ=0.5—0.7 мкм с увеличением m зеленой вегетирующей растительности ее r_λ и D, как правило, уменьшаются, но нелинейно. Зависимость r_λ (m) описывается степенной функцией типа

$$r_\lambda = a\mathrm{e}^{-bm} + c,$$

где a, b, $c > 0$ (Виноградов, 1976, с. 225). Характерно отрицательное значение степени е в красной зоне спектра при λλ=0.62—0.68 мкм и положительное в ближней инфракрасной λλ=0.8—1.3 мкм.

В зависимости от формы представления дистанционных данных в фенологии можно рассмотреть три вида анализа фенооптических характеристик: точечные, профильные и пространственные.

Фенооптические измерения

Точечные фенооптические измерения включают временной ряд отражательных или излучательных характеристик одного и того же участка растительного покрова в разные сезоны, полученные с самолетов и спутников. Точечные фотометрические измерения оптической плотности повторных

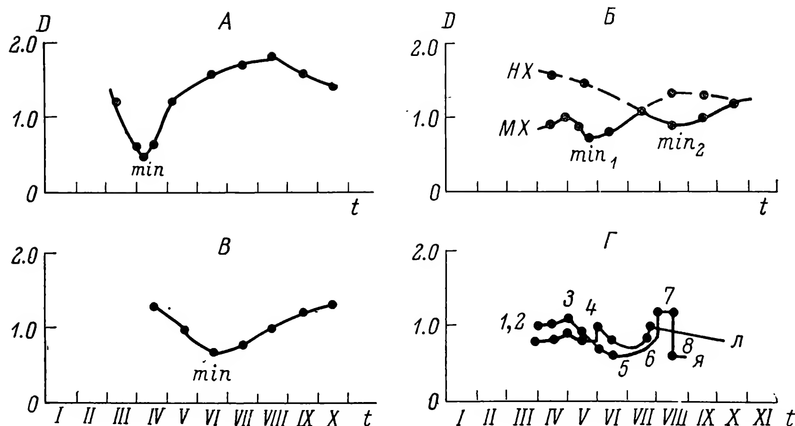


Рис. 1. Сезонный ход изменений точечных фотометрических характеристик оптической плотности *D* разносезонных аэрофотоснимков.

А — асс. Haloxylon persicum+Calligonum setosum—Carex physodes (ориг.); *Б—МХ* — фрагменты асс. Stipa lessingiana+Festuca rupicola, *НХ* — фрагменты асс. Seriphidium lercheanum+Kochia prostrata (ориг.); *В* — асс. Haloxylon persicum—Kochia prostrata+Seriphidium terrae-albae—Elytrigia gracile (Виноградов, 1976); *Г* — посевов ячменя (я) и косимого луга (л): *1—8* — фенофазы посевов (Steiner, 1961); *t* — время (месяцы).

аэрофотоснимков дали первые количественные дистанционные данные о фенологических изменениях растительности (Steiner, 1961, 1970). В зависимости от состава фиторитмотипов (по: И. Н. Бейдеман) растительных сообществ, ритмики гидрометеорологических условий, сезонности хозяйственной деятельности человека в течение вегетационного периода наблюдаются различные кривые сезонного хода изменений оптической плотности фотографического изображения растительных сообществ: плавные и резкие, одно- и многовершинные, симметричные и асимметричные и сложные.

В пустынных сообществах с псаммофильной кустарниковой и эфемероидной травянистой растительностью (асс. Haloxylon persicum+Carex physodes) хорошо выражена фаза вегетации синузии *Carex physodes*. Ее изображение дает минимум оптической плотности негативного фотографического изображения на сезонном фенооптическом ходе. Фаза имеет небольшую протяженность (в среднем 55 дней), но дает сильный временно́й оптический градиент (изменение на 0.5—0.7 единиц плотности негатива в неделю). Это резкий асимметричный одновершинный фенооптический ход (рис. 1, *А*).

Значительно более сложный сезонный ход оптической плотности фотографического изображения наблюдается в сообществах, где эдификаторы синузий принадлежат к разным фиторитмотипам. Например, в пустынно-степных сообществах с эдификаторами из дерновинных эвриксерофильных злаков (Stipa lessingiana+Festuca rupicola) и галоксерофильных полукустарничков (Seriphidium lercheanum+Kochia prostrata) в сезонном ходе наблюдаются два максимума прироста надземной биомассы и, следовательно, два минимума оптической плотности изображения. На время вегетации злаков (конец мая—начало июня) приходится первый, раннелетний и более глубокий min_1 оптической плотности, а на время вегетации полукустарничков — позднелетний и менее глубокий min_2. В результате такие поликомпонентные сообщества, состоящие из разных фиторитмотипов, дают достаточно четкий многовершинный (в данном случае двувершинный) фенооптический ход (рис. 1, *Б*).

Последовательное сопоставление фотографических изображений древесно-кустарниковых сообществ дает наиболее плавный ход фенооптической кривой (рис. 1, *В*) с понижением оптической плотности в начале вегетации, минимальной плотностью в период максимальной зеленой биомассы и увеличением плотности с пожелтением и опаданием вегетативных побегов. Такой ход наблюдается, например, в северных пустынях в асс.

Haloxylon persicum+Kochia prostrata+Seriphidium terrae-albae+Elytrigia gracile, где падение плотности изображения наблюдается в марте, низкие плотности — в июне—июле и осеннее повышение — в августе—сентябре.

Наиболее сложный ход фенофаз и чередования агротехнических приемов дают агроценозы и другие сообщества, подверженные хозяйственной деятельности человека. Для них характерны сезонные кривые оптической плотности изображения с резкими фено-оптическими сдвигами, не встречающимися в естественных условиях. На чередовании фаз посевов яровых культур наблюдается следующий сезонный ход плотности изображения (рис. 1, *Г*, *я*). При весеннем просыхании почв с началом «спелости» почвы с увеличением их r_λ происходит быстрое повышение оптической плотности негативного изображения (*1* на рис. 1, *Г*, *я*). Весенняя вспашка и посев дают резкое, но кратковременное понижение плотности (*2*), после чего умеренно высокий уровень плотности вновь восстанавливается (*3*). С появлением всходов и нарастанием надземной биомассы их r_λ уменьшается, плотность изображения постепенно понижается (*4*) и достигает минимума в стадии колошения, которая соответствует периоду максимальной зеленой биомассы (*5*). Затем, в стадии молочно-восковой и восковой спелости в связи с засыханием растений их r_λ увеличивается, а плотность несколько повышается (*6*). После уборки плотность изображения на короткое время резко повышается (*7*), а затем после вспашки стерни под зябь резко падает (*8*). Сезонный ход оптической плотности изображения косимого луга также дает резкие периодические пилообразные повышения плотности после каждого сенокошения и отрастания отавы (рис. 1, *Г*, *л*).

Специфическую информацию о фенологии растительных сообществ может дать сопоставление разносезонных кривых коэффициентов спектральной яркости r_λ над одними и тем и же площадками в сравнимых условиях освещения. Известно, например, что в начале вегетации молодые листья отличаются более высокими r_λ с максимумом 0.14—0.18 в зеленой части спектра при $\lambda\lambda$=0.52—0.56 мкм. В стадии зрелого листа r_λ снижается до 0.12—0.16, а в красной части $\lambda\lambda$=0.62—0.68 мкм — до 0.05—0.07. Наконец, при пожелтении листьев исчезает спектральная избирательность кривой r_λ, повышается ее ход в видимой зоне спектра и понижается в ближней инфракрасной. На этом фоне наблюдаются некоторые особенности фенологических смен r_λ, связанные с цветением, плодоношением, сельскохозяйственным использованием, погодными условиями.

Для получения фенооптических характеристик, однако, более целесообразно сравнение не кривых, а дискретных измерений r_λ в узких спектральных диапазонах, так как кривые r_λ дают в общем избыточную информацию и по оптимально выбранным зональным r_λ могут быть восстановлены. Считается, что в оптическом диапазоне для восстановления кривой r_λ достаточны дискретные измерения r_λ при $\lambda\lambda$=0.44—0.48 мкм (R_1), 0.52—0.56 (R_2), 0.62—0.68 (R_3) и 0.82—0.88 (R_4). Наиболее показательны при этом различия между R_3 и R_4. Так сезонный ход r_λ (t) в инфракрасном диапазоне R_4 полей хлопчатника, измеренный с самолета (Беляева и др., 1966), имеет хорошо выраженный подъем в процессе вегетации с увеличением проективного покрытия растений и нарастанием зеленой надземной биомассы. В то же время в красной зоне R_3 наблюдается снижение r_λ с ростом биомассы. В конце вегетации сезонный ход r_λ (t) имеет обратный ход, что связано с засыханием растений. Сезонный ход спектрального контраста K_λ в ближней инфракрасной R_4 и красной R_3 зонах спектра

$$K_\lambda = (R_4 - R_3)/(R_4 + R_3)$$

еще более усиливает сезонные оптические градиенты (рис. 2, *А*). Минимальные K_λ=0.3—0.4 приходятся на начало и конец вегетации, а максимальные K_λ=0.8—0.9 — на период с наибольшей зеленой биомассой этого агроценоза. Естественно, что в разных типах растительности сезонный ход K_λ (t) изменяется. В результате разносезонной многозональной

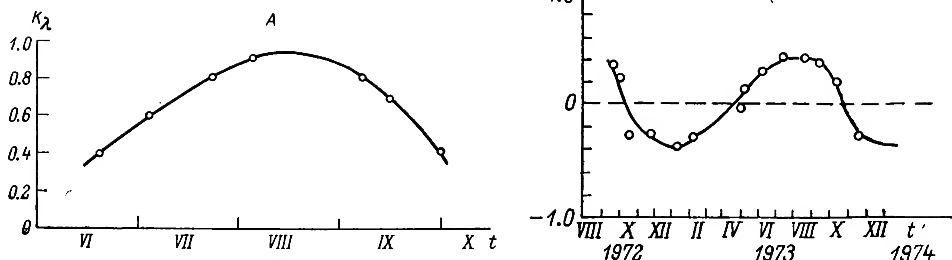


Рис. 2. Сезонный ход изменений спектрального контраста.

А — K_λ посевов хлопчатника между красной $\lambda\lambda$=0.62—0.68 и ближней инфракрасной $\lambda\lambda$=0.82—0.86 мкм зонами спектра (Беляева и др., 1966); *Б* — K_λ широколиственного леса между зонами $\lambda\lambda$=0.6—0.7 и 0.8—1.1 мкм (Ashley et al., 1973).

съемки можно построить фенооптический «календарь», на котором показаны фенологические изменения оптических характеристик разных фито- и агроценозов. Наибольший интерес представил такой «календарь» развития посевов сельскохозяйственных культур (Pettinger, 1969).

Точечные фенооптические характеристики были получены по многоспектральным снимкам МСС с ИСЗ «Лэндсат» путем измерения оптической плотности частичных изображений в двух зонах спектра — в красной — МСС-5 при $\lambda\lambda$=0.6—0.7 мкм (D_5) и в ближней инфракрасной — МСС-7 при $\lambda\lambda$=0.8—1.1 мкм (D_7). По этим измерениям в двух зонах спектра исследователи (Dethier et al., 1973; Ashley et al., 1973) рассчитывали параметр зональных отношений (Band Ratio Parameter):

$$\mathrm{BRP} = (D_7 - D_5)/(D_5 + D_7).$$

Преимуществом этого коэффициента, как считают авторы, является то, что он учитывает не только различия в спектральных коэффициентах яркости растительности на разных фазах фенологического развития, но также корректирует разную освещенность во время съемки. Плотность негативного изображения D_5 зеленой вегетирующей растительности уменьшается в процессе вегетации и увеличивается с ее окончанием, с пожелтением и опадом ассимиляционных побегов. Сезонный ход плотности D_7 имеет обратную закономерность. В результате коэффициент BRP растет с увеличением проекции зеленой вегетирующей растительности и падает с ее уменьшением. При анализе последовательных многоспектральных изображений с ИСЗ «Лэндсат» ключевого участка широколиственного леса в штате Вермонт (США) было показано, что BRP повышается с развертыванием листьев и уменьшается с пожелтением и опадением листьев (рис. 2, *Б*). BRP = 0.25—0.50 наблюдается при полном облиствении, 0.10—0.25 — в переходные фенофазы развертывания листьев и осеннего раскрашивания, ниже 0.10 — после полного листопада.

Кроме точечных фотометрических измерений средней плотности, интересны сезонные изменения некоторых статистик изображения. Изменяются по сезонам амплитуда плотности, частота колебаний плотности и статистические распределения этих величин (Dethier et al., 1973; Афанасьев и др., 1975). Например, в ходе фенологического развития луговой асс. Anthoxanthum odoratum+Agrostis tenuis : Trifolium repens наблюдаются следующие изменения частотно-пространственных характеристик изображения ν_D.

Весной в начале вегетации резко преобладают низкие частоты текстуры изображения ν=0.1 м$^{-1}$, отражающие главным образом пятнистость почвенного покрова (рис. 3, *1*). Летом в процессе вегетации злаков, бобовых и разнотравья диапазон частот изображения заметно расширяется в высокочастотную область с ν=0.1—0.3 м$^{-1}$, что отражает как пятнистость экологических условий, так и популяционную структуру фитоценоза (рис. 3, *2*). В конце лета за счет разрастания поздневегетирующего крупнотравья

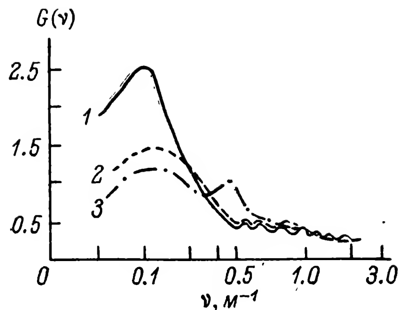


Рис. 3. Сезонные изменения спектральной плотности $G(\nu)$ пространственной частоты разносезонных аэрофотографических изображений луга.

1 — весной 27 IV; *2* — летом, 8 VII; 3 — в конце лета, 10 VIII (Афанасьев и др., 1975).

максимум частот еще более сдвигается в сторону высоких частот $\nu = 0.5$ м$^{-1}$, а низкочастотная составляющая маскируется ветошью и опадом (рис. 3, *3*).

Большой интерес для экологических исследований представляют сезонные измерения радиационных T_R и радиояркостных T_B температур растительности и подстилающей поверхности, измеренные в окнах прозрачности атмосферы (λλ=3.5—5.6, 8—12 мкм, 0.8—1.5, 3.5 и более см) как с самолетов, так и с ИСЗ. Эти излучательные характеристики подвержены сильной пространственно-временно́й изменчивости. Тем не менее было показано (Myers, Heilman, 1969; Виноградов, 1976), что в течение вегетационного периода, как правило, с нарастанием надземной биомассы растительности T_R падает (рис. 4, *А*), а T_B увеличивается (рис. 4, *Б*). Эти особенности образуют пространственные неоднородности полей T_R и T_B на фоне монотонного сезонного хода средних величин T_R и T_B, который повторяет годовой ход средней температуры поверхности почвы (Nixon et al., 1973; Kunzi et al., 1974; Ellis, Vonder Haar, 1976).

Фенооптические профили

Второй раздел дистанционной фенологии включает построение различного рода фенооптических профилей путем сопоставления повторных аэро- и космических снимков. При этом составляются как локальные фенооптические профили, отражающие пространственные фенологические неоднородности в пределах отдельных ландшафтов и урочищ, так и зональные и региональные, соответствующие сезонным циркуляционно-климатическим сменам.

Локальные фенологические структуры были выявлены путем сопоставления микрофотометрических профилей, проведенных по повторным аэрофотоснимкам по идентичным трассам протяженностью на местности от десятков метров до нескольких километров (Виноградов, Янутш, 1957;

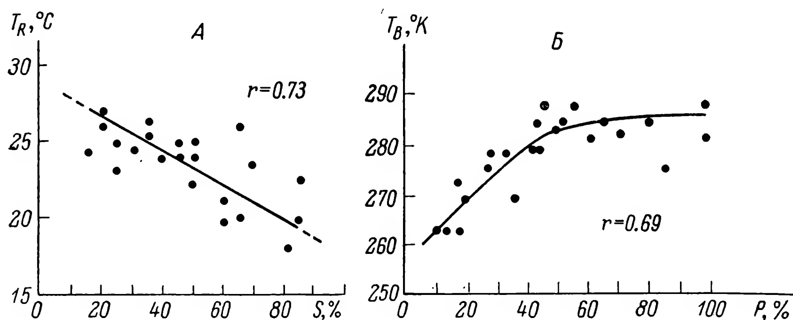


Рис. 4. Форма зависимости некоторых излучательных характеристик земной поверхности, измеренных с самолета и ИСЗ «Космос-243», от мгновенных фитоценометрических параметров растительного покрова.

А— радиационных температур T_R, °C в диапазоне λλ = 8—14 мкм в 19 ч местного времени 1 VI с высоты 600 м от проективного покрытия хлопчатника *S*, % (Myers, Heilmann, 1969); *Б* — радиояркостных температур T_B, °K в диапазоне λ = 3.4 см 24 IX утром с высоты 300 км от относительной лесистости S, % (ориг.); *r* — коэффициент корреляции.

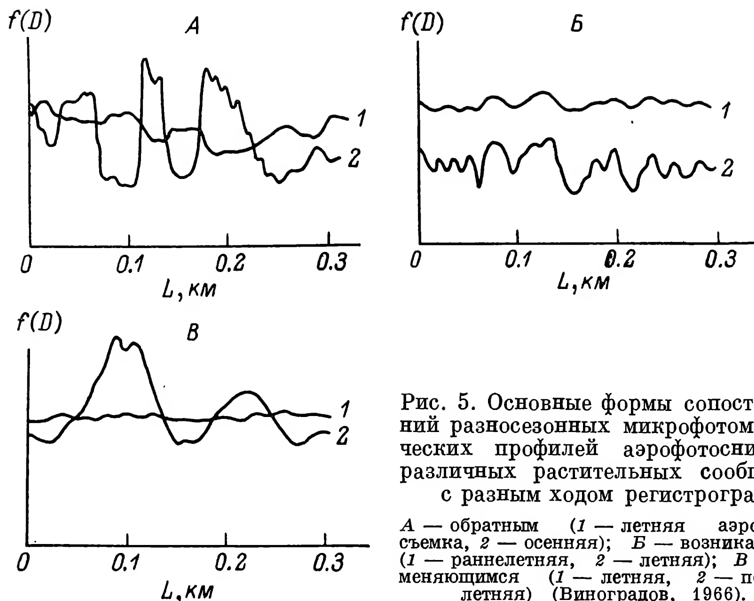


Рис. 5. Основные формы сопоставлений разносезонных микрофотометрических профилей аэрофотоснимков различных растительных сообществ с разным ходом регистрограмм.

А — обратным (*1* — летняя аэрофотосъемка, *2* — осенняя); *Б* — возникающим (*1* — раннелетняя, *2* — летняя); *В* — изменяющимся (*1* — летняя, *2* — позднелетняя) (Виноградов, 1966).

Виноградов, 1966). Сопоставляемые попарно микрофотометрические профили разносезонных изображений характеризуются разными частотой, амплитудой и знаком колебания. В общем виде выделяются пары с обратным, возникающим, изменяющимся и смешанным ходом регистрограмм (рис. 5).

Как показано на рис. 5, *А*, первая пара разновременных микрофотометрических регистрограмм пересекает сочетание засоленных почв, лишенных высшей растительности, и участков асс. Puccinellia dolicholepis+Herbae halomesophyticae с покрытием 60—80% (рис. 5, *А*). На негативе летнего аэрофотоснимка сухие засоленные почвы дают самые высокие оптические плотности *D*, а участки вегетирующей растительности — самые низкие (рис. 5, *А*, *1*); осенью, наоборот, влажные почвы — самые низкие *D*, а участки засохшей лугово-солончаковой растительности — самые высокие *D* (рис. 5, *А*, *2*). Представленная на рис. 5, *Б* вторая пара регистрограмм пересекает изображение комплекса фрагментов асс. Stipa lessingiana+Festuca rupicola и асс. Seriphidium pauciflorum+Kochia prostrata. Заметно усиление амплитуд регистрограмм при съемке во влажный период (рис. 5, *Б*, *2*) по сравнению с засушливым (рис. 5, *Б*, *1*). Наконец, третья пара регистрограмм на рис. 5, *В* характеризует возникновение изображений пространственных неоднородностей в посеве пшеницы во время ее восковой спелости в начале августа (рис. 5, *В*, *2*), там, где во время кущения и колошения в июле не было заметно никаких пространственных различий (рис. 5, *В*, *1*).

Зональные и региональные феноoптические профили также могут быть составлены по единовременным снимкам, расположенным поперек простиранию климатической зональности и высотной поясности. Они образуют зональные или региональные полосы («коридоры» — в работах американских авторов) протяженностью в несколько тысяч километров. Первые такие фенологические профили проложены еще по аэровизуальным маршрутам (Самойлович, 1937). На космических снимках видно прохождение ряда интегральных фенологических фаз («волн» — по работам американских авторов) с юга на север. В качестве примера приведем феноoптический меридиональный профиль, отражающий весеннее прохождение фенологических волн на территории юга Русской равнины, построенный по телевизионному снимку с ИСЗ «Метеор-1» от 14 III 1972. Первая, «темная волна» отражает резкое падение коэффициента яркости при снеготаянии и ранневесеннем переувлажнении почв (рис. 6, *I*). По мере просыхания почвы и достижения ее предпосевной спелости яркость несколько повышается

и заметна вторая, «серая волна» (рис. 6, *II*). Затем, с появлением всходов посевов и развертыванием листьев изменяется коэффициент спектральной яркости и формируется «зеленая волна» (рис. 6, *III*).

Зональные и региональные фенологические профили с помощью повторных снимков с ИСЗ «Лэндсат» с интервалами в 18 дней были исследованы по трем меридиональным и одному региональному «коридорам» США (Dethier et al., 1973; De Gloria et al., 1975). Аппалачский коридор пересекал зоны широколиственных, смешанных и южнотаежных лесов, Миссисипский простирался от полупустынь до смешанных лесов, коридор Скалистых гор — от субтропических пустынь до бореальных степей и, наконец, Колумбийский показывал высотную поясность от подножья до вершин гор. Наибольший интерес представляет набюдение за прохождением двух интегральных фенологических фаз: «зеленой» и «бурой» волн. «Зеленая волна», видимая на космических снимках, отражает весенне-раннелетнее развертывание листьев деревьев и кустарников, всходы трав. «Бурая волна» следует также с юга на север и связана с плодоношением и пожелтением трав, осенним окрашиванием и листопадом деревьев и кустарников. Исследования показали, что фенологические смены не всегда следуют по долготе, но часто дают значительные региональные и локальные отклонения. Результатом анализа системы меридиональных

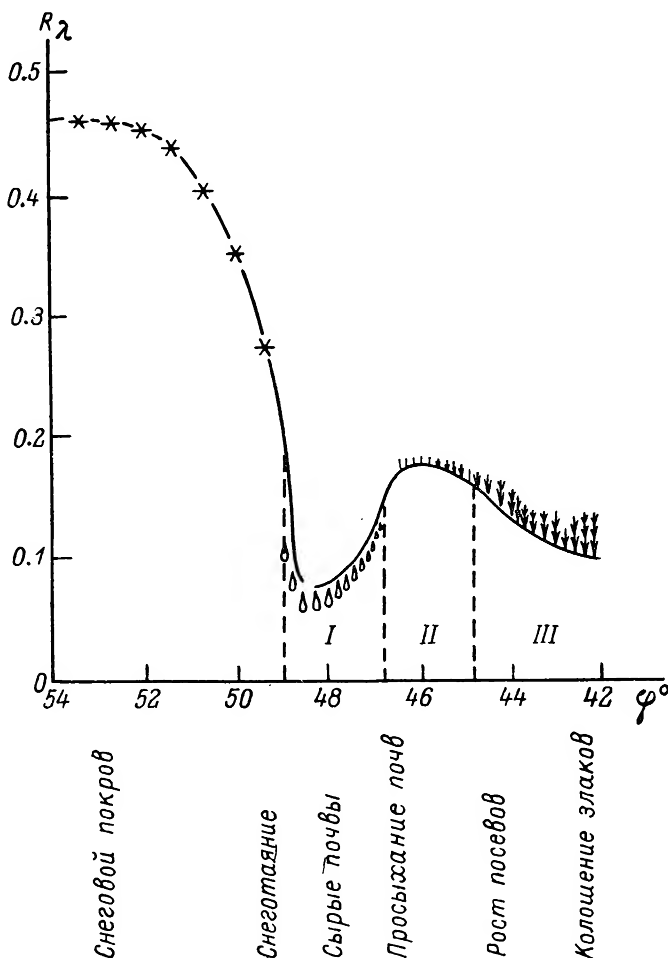


Рис. 6. Меридиональный фенооптический профиль юга европейской части СССР, построенный по телевизионному изображению с ИСЗ «Метеор-1» 14 III 1972 вдоль долготы 40°.

I — «темная волна» (r_λ менее 0.12) — снеготаяние и ранневесеннее переувлажнение почв; *II* — «серая волна» (r_λ более 0.15) — весеннее просыхание почв; *III* — «зеленая волна» (r_λ в красной зоне менее 0.15, r_λ в инфракрасной зоне более 0.4) — вегетация (ориг.).

фенологических маршрутов должно быть построение эмпирической и расчетной (с учетом гидрометеорологических измерений) модели для пространственной экстраполяции, составления мировой фенологической карты и вероятностного предсказания фенологического развития растительности.

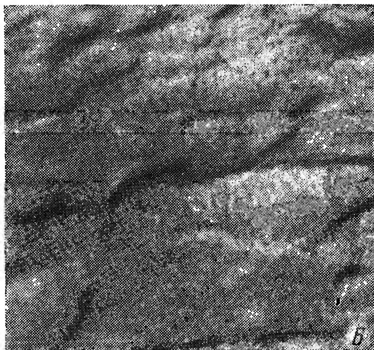
Фенооптическое картографирование

Третьим и главным разделом дистанционной фенологии является фенологическое картографирование, т. е. построение многомерной (широта, долгота, время) модели фенологического процесса. Визуальное сравнение дихронных (т. е. полученных в два срока) аэрофотоснимков было использовано давно для пространственного представления некоторых фенологических явлений. Такие сравнения позволили составить крупномасштабные дихронные фенологические карты, например весеннего развития эфемероидов (главным образом *Carex physodes*) в песчаной пустыне Чильмамедкум в масштабе 1 : 5000 (Виноградов, 1962) по аэрофотоснимкам, полученным в апреле (рис. 7, *А*) и в августе (рис. 7, *Б*). На весеннем снимке в асс. Haloxylon persicum+Calligonum setosum—Carex physodes : Anisantha tectorum : Plantae annuae чем больше покрытие яруса трав, тем более темным становится тон отдельных фрагментов нижнего яруса. Самый темный тон дают фрагменты с покрытием *Carex physodes* свыше 25% (рис. 7, *В*, *1*), переходный темновато-серый с покрытием 10—25% (рис. 7, *В*, *2*) и серый с покрытием 5—10% (рис. 7, *В*, *3*). Наконец, светловато- и светло-серые тона, наименее изменяющиеся на разносезонных снимках (рис. 7, *А*, *Б*), дают фрагменты с покрытием трав менее 5% (рис. 7, *В*, *4*, *5*).

Фотомеханический метод обнаружения сезонных изменений основан на простом сопоставлении трансформированных аэрокосмических изображений: «мерцании» (быстром переключении проекции между двумя изображениями со скоростью 10 кадров/с), «сэндвича» (наложении позитивного изображения одной даты съемки на негативный другой). Более корректен фотометрический метод составления фенологических карт, который основан на дискретном измерении оптических характеристик одной и той же территории через определенные интервалы времени. Последовательные снимки преобразуются в прямоугольных координатах в одном и том же масштабе и эталонируются по зависимости оптической плотности и освещенности. Затем оптические плотности идентичных точек этих трансформированных изображений вычитаются. Полученные разности или какие-либо другие дифференцирующие функции оптических характеристик указывают на определенные фенологические сдвиги. Затем следует стадия интерпретации оптических различий в зависимости от изменений фаз развития растительности и смен экологических условий. На выходе такие дихронные фенооптические сопоставления могут быть представлены в виде условного цветного изображения, значковой и цифровой карты (дисплея) (Borden, Applegate, 1973; Carneggie, De Gloria, 1973; Rey, 1974; Kristoff, Baumgardner, 1975; De Gloria et al., 1975; Turner, 1976; Bentley, 1976; Виноградов, 1977б). В принципе могут быть составлены и полихронные (т. е. по многим датам) фенооптические карты, но представление данных в этом случае более сложно: последовательно обрабатываются пары взаимно сравниваемых изображений (Lillistrand, 1972). При этом некоторые суточные и погодные изменения изображений, главным образом изменения теней в зависимости от высоты и азимута солнца, могут быть автоматически выведены из анализа.

В качестве примера метрического анализа дихронных снимков приведем сопоставление весеннего (начало апреля, рис. 8, *А* — см. вклейку) и летнего (август, рис. 8, *Б*) аэрофотоснимков масштаба 1 : 5000 солончакового, лугово-солончакового и песчаного участков пустыни Западной Туркмении по уровням оптической плотности негативного изображения (рис. 8, *В*, *Г*).





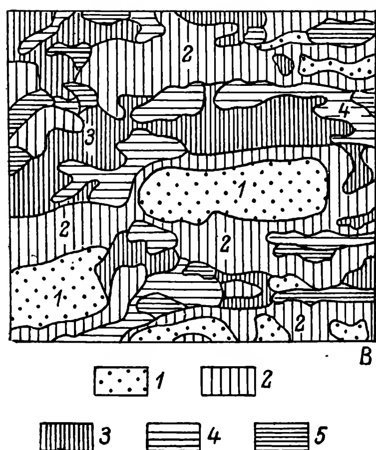


Рис. 7. Сопоставление разносезонных аэрофотоснимков на пленке панхром-10 песков южных пустынь с асс. Haloxylon persicum+Calligonum setosum — Carex physodes: Anisantha tectorum: Plantae annuae.

А — весенний аспект (апрель); *Б* — позднелетний аспект (август) для составления дихронной фенологической карты масштаба 1 : 5000; *В* — объяснено в тексте (Виноградов, 1962).

Здесь на цифровом изображении, полученном весной, самые низкие плотности негатива D=0.4—0.6 дают корково-мокрые солончаки, иногда покрытые слоем воды (рис. 8, *В*—1). Более высокие плотности D=0.7—0.8 отличают ассоциации летневегетирующих многолетников Alhagi persarum, Aeluropus littoralis на лугово-солончаковых почвах (рис. 8, *В*—2). Средние уровни плотности D=0.9—1.2 дают разреженные агрегации Halocnemum strobilaceum на пухлых солончаках со свежей поверхностью почвы, а также пески с покрытием эфемеров и эфемероидов до 10—25% (рис. 8, *В*—3, 4). Высокими плотностями D=1.3—1.4 в этот период отличаются слабозакрепленные пески с покрытием менее 5% и агрегации Halocnemum strobilaceum на солончаках с сухой корочкой соли на поверхности (рис. 8, *В*—5).

На позднелетнем аэрофотоснимке самые низкие плотности отличают асс. Alhagi persarum+Aeluropus litoralis+Cynodon dactylon, Bolboschoenus maritimus, Scirpus tabernaemontani, достигшие к этому времени максимального вегетативного развития и надземной зеленой биомассы (рис. 8, *Г*—1). Участки асс. Alhagi persarum+Aeluropus litoralis+Halocnemum strobilaceum с более низким покрытием до 60% практически не изменили плотности изображения, так как уменьшение отражательной способности за счет прироста надземной биомассы компенсировалось понижением за счет уменьшения влажности почвы (рис. 8, *Г*—2). Участки же с покрытием до 40% стали более светлыми (рис. 8, *Г*—3). Агрегация *Halocnemum strobilaceum* с покрытием до 40% на пухлых солончаках приобрела среднюю плотность изображения (рис. 8, *Г*—4), а с покрытием до 20% — выше средней (рис. 8, *Г*—5). Такие же достаточно высокие плотности изображения дают пески (рис. 8, *Г*—5). Самые высокие плотности в этот сезон отличают сухие корковые солончаки (рис. 8, *Г*—6).

Цифровые карты разностей оптических плотностей (*dD*) весеннего и летнего снимков (*В* минус *Г*) дают следующие результаты (рис. 8, *Д*, *Е*).

Положительные dD соответствуют повышению надземной зеленой биомассы летневегетирующей растительности, причем чем выше dD, тем больше прирост биомассы. Отрицательные dD указывают на летнее уменьшение влажности почвы, кристаллизацию солей на поверхности солончаков и засыхание эфемеровой и эфемероидной растительности на песках, причем максимальные отрицательные dD наблюдаются на корковых солончаках.

В заключение нужно сделать следующие дополнения. Описание дистанционной фенологии было бы неполным без двух вспомогательных разделов: использования разновременных снимков для повышения точности распознавания состава растительности и учета наземных фенологических наблюдений для априорного определения оптимальных сроков дистанционной съемки.

Первое вспомогательное направление включает сопоставление разновременных снимков одних и тех же растительных сообществ, отражающих фазы развития разных временных синузий, и дает значительное повышение детальности и точности дешифрирования дистанционных изображений. Одновременное использование раннелетних и позднелетних снимков сухих степей и полупустынь, например, позволяет распознавать с вероятностью 0.9 как мезоксерофильные злаковые, так и галоксерофильные полукустарничковые синузии, в то время как одна из этих съемок дает лишь частичную информацию о сообществе (Виноградов, 1966). Такую многократную съемку рекомендовали для дешифрирования многих растительных сообществ, состоящих из синузий разных фиторитмотипов, например псаммофильных кустарников и травянистых эфемероидов — весной и поздним летом, хвойных и лиственных древесных пород — летом и осенью и т. п. В пустынных агроирригационных ландшафтах штата Аризона (США) сопоставление майских и июльских снимков повышает точность распознавания с 60—75 до 90—99% (Richardson et al., 1972; Hay, 1974). В результате для съемки посевов сельскохозяйственных культур был предложен своеобразный фенологический «календарь» (Dethier et al., 1973). Разносезонные съемки лесов и сельскохозяйственных угодий южнотаежных ландшафтов провинции Новый Брауншвейг в мае, июне и октябре (Moore, Gregory, 1974), провинции Онтарио (Канада) в июне, сентябре, октябре (Kalensky, 1974) дали повышение точности распознавания от $70 \pm 10\%$ по одиночным снимкам до $85 \pm 5\%$ по разносезонным. Таким образом, эффективность разносезонных съемок для повышения достоверности и детальности дешифрирования не ниже, а часто и выше, чем от применения многоспектральных съемочных систем.

Вторым вспомогательным направлением дистанционной фенологии является использование наземных фенологических наблюдений для определения оптимальных сроков аэро- и космической съемки, их продолжительности и частоты в пределах одного вегетационного сезона, а также возможных разногодичных вариаций априорно, исходя из известных данных о фенологии и оптических свойствах растительного покрова. Примерами такого индикационного фенологического анализа могут служить рекомендации оптимальных сроков аэрофотосъемки в лесах Канады (Sayn-Wittgenstein, 1961) и СССР (Белов, 1958, 1960; Харин, 1963, 1966), пустынях и степях Средней Азии и Казахстана (Виноградов, 1956, 1960; Харин, 1969). В одних случаях феноиндикаторы оптимальных сроков дистанционной съемки совпадали с датами максимальных значений зеленой надземной биомассы эдификаторов и субэдификаторов растительности сухих степей Северного Казахстана, где максимальная зеленая биомасса эвксерофильных дерновинных злаков приходится на начало июня. В других случаях оптимальные сроки съемки падают на даты с максимальными временными градиентами того или иного фактора (прироста биомассы, влажности почвы). Таковы, например, ландшафты глинистых пустынь Туркменистана, где максимальные временные градиенты (свыше 10% влажности почвы в месяц) совпадают с оптимальным временем съемки и приходятся на конец апреля—начало мая.

По многолетним фенологическим наблюдениям феноиндикаторов оптимальных сроков съемки можно определить как статистические средние даты, так и их вероятные разногодичные отклонения. Например, феноиндикатором времени начала аэрофотосъемки в песках южных пустынь Средней Азии служит фаза цветения *Carex physodes*. Средние даты массового цветения *C. physodes* приходятся на 10 марта, а среднее разногодичное отклонение с вероятностью 0.9 составит $\pm$10.5 дней. Феноиндикатором конца оптимального срока аэрофотосъемки песков разной степени закрепленности служит массовое усыхание *C. physodes*, средние сроки которого приходятся на 5 мая, а отклонение составляет $\pm$15 дней (Виноградов, 1969).

В заключение следует отметить, что повторные аэро- и космические съемки могут быть использованы как для обзорного, так и детального фенологического картографирования и выявления аномалий в пространственно-временных фенологических сменах, в первую очередь таких, как начало и конец вегетации пастбищной растительности, созревание посевов сельскохозяйственных культур, облиствение и листопад в лиственных лесах, развитие фитопланктона в водоемах и т. п. Для создания автоматизированной дистанционной системы контроля (мониторинга) природной среды была предложена многоступенчатая процедура, учитывающая географические, биологические и технические параметры операционной пространственно-временной модели (Steiner, 1970). Первый шаг — это районирование территории по климату, геоботаническое районирование, классификация по типам использования земель. Затем следует второй шаг — локализация территории по рельефу, геологическому строению, местным комбинациям растительных сообществ. Третий шаг — спецификация дистанционных приемников с разной спектральной чувствительностью. Четвертый шаг — определение частоты съемки от одного-двух раз в неделю во время быстрых смен до одного-двух раз в месяц в периоды покоя. Наконец, пятый шаг — идентификация состава растительности и фенофаз. К этому нужно добавить шестую операцию — прогноз, поскольку корреляция наблюдаемых фенофаз с гидрометеорологическими параметрами позволяет предсказывать с определенной вероятностью развитие растительности на несколько месяцев вперед (Reeves, 1975).

В перспективе развития дистанционной фенологии — повышение точности распознавания состава растительности и фенологических фаз. Но даже достаточно грубые оценки фаз вегетации, доступные современной дистанционной фенологии, но сделанные на больших пространствах синхронно и с большой частотой, могут войти в пространственную экологическую информационную систему (в дополнение, естественно, к наземной контактной) фенологических наблюдений, особенно на глобальном и региональном уровнях. Такая дистанционная экоинформационная система должна включать как трансляцию фенологических наблюдений наземных станций в пункты обработки, так и сбор и анализ дистанционных данных на пространствах между ними.

ЛИТЕРАТУРА

Афанасьев Н. Ф., С. Г. Аверинцева, Ю. С. Толчельников. 1975. Применение статистических характеристик аэрофотоизображения сельскохозяйственных угодий в связи с их фенологическим развитием. Изв. ВГО, 107, 2.

Белов С. В. 1958. Изменение фенологического состояния насаждений в вегетационный период и их значение для аэросъемки. Уч. зап. лесн. группы Лаб. аэрометодов АН СССР, Л. — 1960. Фенология и аэросъемка лесов. Тр. фенол. совещ. М.—Л.

Беляева И. П., В. И. Рачкулик, М. В. Ситникова. 1966. Сезонный ход коэффициента спектральной яркости хлопкового поля. Тр. САНИГМИ, 26.

Виноградов Б. В. 1956. О выборе времени аэрофотосъемки в пустынных ландшафтах юга Средней Азии. Тр. Лаб. аэрометодов АН СССР, 5. — 1960. Изменение изображения растительности Северного Казахстана на аэрофотоснимках в зависимости от сроков и времени аэрофотосъемки. Вестн. ЛГУ, 6, геол.-геогр.,

24. — 1962. Основные вопросы картирования пустынной растительности с использованием материалов аэрофотосъемки. В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования. М.—Л. — 1966. Аэрометоды изучения растительности аридных зон. — 1969. Обзор оптимальных сроков аэрофотографирования основных типов ландшафтов. Изв. вузов, геод. и аэрофотосъемка, 4. — 1976. Космические методы изучения природной среды. — 1977а. Дистанционное изучение биосферы. Теоретич. и общие вопр. геогр., 3. — 1977б. Три уровня дистанционной индикации в изучении экосистем. Природа, 10.

Виноградов Б. В., Д. А. Янутш. 1957. Некоторые возможности применения регистрирующего микрофотометра при дешифрировании аэрофотоснимков. Ж. научн. прикл. фотогр. и кинематогр., 2.

Галкина Е. А., К. Е. Мелешко. 1974. Использование аэрометодов в фенологии. В кн.: И. Н. Бейдеман. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Л.

Рачкулик В. И., М. В. Ситникова. 1967. Сезонные изменения коэффициентов яркости посевов некоторых сельскохозяйственных культур. Тр. САНИГМИ, 28.

Самойлович Г. Г. 1930. Аэросъемка леса и фенология. Сов. краеведение, 11—12. — 1937. Применение авиации для изучения периодических явлений природы. Изв. ГГО, 69, 2. — 1956. Аэровизуальный метод изучения фенологического состояния насаждений лесного массива. Тр. ЛТА, 73. — 1960. Авиаметоды изучения, учета и картографирования фенологического состояния лесного массива. Тр. фенолог. совещ., М.—Л.

Толчельников Ю. С. 1974. Оптические свойства ландшафта.

Харин Н. Г. 1963. Сроки аэрофотосъемки лесов в различных районах СССР. В кн.: Организация лесного хозяйства и инвентаризация лесов. Новосибирск. — 1966. Сезонные и технические условия аэрофотосъемки лесов Сибири. В кн.: Аэрофотосъемка и картография лесов Сибири. Новосибирск. — 1969. Фенологическая интерпретация аэроснимков и геоботанических карт. Бот. ж., 54, 2.

Ashley M. D., J. Rea. 1975. Season vegetation differences from ERTS image Photogramm. Engng., 41, 6.

Ashley M. D., B. E. Dethier, J. Rea. 1973. Mapping phenological change using ERTS-1 imagery. Remote Sensing Earth Resources, 2. Tullahoma.

Bentley R. G. 1976. Monitoring ephemeral livestock-forage production. U. S. Geol. Surv. Prof. Pap., 929.

Boesch H. H., D. H. Brunnschweiler. 1960. Seasonal change of agricultural landscape integrated from aerial photographs. Geogr. Helvetica, 15, 4.

Borden F. Y., D. N. Applegate. 1973. The use of temporal dimensions in classification and mapping ERTS data. Symp. Signif. Results ERTS-1, 1. Wash.

Brach E. J., A. R. Mack. 1977. Differentiation of selected annual field crops through the growing season by their spectral reflectance properties. Canad. J. Remote Sensing, 3, 12.

Brunnschweiler D. H. 1957. Seasonal changes of agricultural pattern: a study in comparative airphotointerpretation. Photogramm. Engng., 23, 1.

Carneggie D. M., S. D. De Gloria. 1973. Manual change detection techniques with a rangeland environment using diazochrome enhancements of ERTS-1 imagery. Inform. Note, 1—73. Berkeley.

Carter V. 1977. Seasonal color-infrared photographs for mapping inland wetlands. Proc. 5-th Bienial Workshop, Sioux Falls.

Colwell R. N. 1968. The usefulness of sequential space photography for earth resource inventory. IAF Pap., AD-163.

Conover J. H. 1965. Note on the flora and snow cover distribution affected the appearance of Northeastern United States by TIROS satellite. Month. Weath. Rev., 93, 10.

De Gloria S. D., S. J. Dous, N. Tosta, K. Bonner. 1975. Utilization of high altitude photography and LANDSAT-1 data for change detection and sensitive area analysis. Proc. 10-th Internat. Symp. Remote Sensing Environ., 1.

Dethier B. E., M. D. Ashley, B. Bliar, R. J. Hopp. 1973. Phenology satellite experiment. Symp. Signif. Results ERTS-1, 1, Wash.

Ellis J. S., T. H. Vonder Haar. 1976. Zonal average earth radiation budget measuring from satellites for climatic studies. Atmospher. Sci. Pap., 240.

Emgwell J., D. Tubbs, Q. A. Holmes. 1977. Pattern recognition of LANDSAT data based upon temporal trend analysis. Remote Sensing Environ., 6, 4.

Girard C. M. 1970. Étude selon les saisons et diverses emulsions d'une land humide. Ber. 3-te Internat. Symp. Photointerpretation, Berlin.

Hay C. M. 1974. Agricultural inventory techniques with orbital and high altitude imagery. Photogramm. Engng., 40, 11.

Kirby C. 1974. Temporal analysis of ERTS imagery in the boreal forest region. Canad. Surv., 28, 2.

Kalensky Z. 1974. ERTS thematic map from multidate images. Proc. Internat. Soc. Photogramm. Banff.

Kristoff S. J., M. F. Baumgardner. 1975. Changes of multispectral soil patterns with increasing crop conopy. Agr. J., 67, 1.

Kunzi K. F., R. L. Pettyjohn, D. H. Stealin. 1974. Signatures of various earth surface measured by the Nimbus-5 microwave spectrometer. Proc. 9-th Internat. Symp. Remote Sensing Environ., 1.

Lillistrand R. L. 1972. Techniques of change detection. IEEE Trans. Computers, C-21, 7.

Martin A. M. 1973. Continuous recording of phenological changes in Central Europe on satellite imagery. Internat. Union Forest Organisation.

Moore H. D., A. F. Gregory. 1974. A study of temporal changes recorded by ERTS and their geological significance. Third. ERTS Symp., Wash.

Morain S. A. 1974. Phenology and remote sensing. Pheonology and Seasonal Modeling.

Myers V. I., M. D. Heilman. 1969. Thermal infrared for soil studies. Photogramm. Engng., 35, 10.

Nixon P. R., L. N. Namken, C. L. Wiegand. 1973. Spatial temporal variations of crop conopy temperatures and implications for irrigation scheduling. Remote Sensing Earth Resources, 2. Tullahoma.

Olson C. E., R. E. Good. 1962. Seasonal change in light reflectance from forest vegetation. Photogramm. Engng., 28, 1.

Pettinger L. R. 1969. Analysis of earth resources on sequential high altitude multiband photography. Spec. Rept. Univ. Calif., Brekeley.

Rabchevsky G. A. 1977. Temporal and dynamic observation from satellite. Photogramm. Engng., 43, 12.

Reeves R. G. [ed.]. 1975. Manual of Remote Sensing. Falls Church.

Rey P. A. 1974. Experience ARNICA/ERTS-1 results et perspectives. Europ. Earth Resource Satelite Exp.

Richardson A. J., C. L. Wiegand, R. J. Torline. 1972. Temporal analysis of multispectral scanner. Proc. 8-th Internat. Symp. Remote Sensing. Environ, 1.

Sabatini R. S., G. A. Rabchevsky, J. E. Sissala. 1971. Nimbus Earth Resources Observations. Massachussetts.

Sayn-Wittgenstein L. 1961. Phenological aids to species indentification on air photographs. Ottawa.

Schepis E. L. 1968. Time-lapse remote sensing in agriculture. Photogramm. Engng., 34, 11.

Schram P. 1974. Reconnaissance des essences forestieres sur photographies aériennes prisés hors saison de végétation. Proc. Symp. Remote Sensing Photointerpretation. Bannf.

Steiner D. 1961. Die Jahreszeit als Faktor bei der Landnutzungs Interpretation. Landeskund. Luftbildauswert. mitteleurop. Raum, 5. — 1970. Time dimension for crop surveys from space. Photogramm. Engng., 36, 2.

Thompson D. E., J. E. Ragsdale, R. J. Reimond, J. L. Galledher. 1973. Seasonal aspects of remote sensing coastal resources. Remote Sensing Earth Resources, 2. Tullahoma.

Turner R. M. 1976. Detection of short-term change in vegetation of Southern Arizona. U. S. Geol. Surv. Prof. Pap., 929.

Ленинградский отдел
ИО АН СССР.

Получено 27 XII 1977.

SUMMARY

Distantional phenology is the method of studying seasonal rhythmics of vegetation and ecological conditions by means of juxtaposing aeronautical and cosmonautical photos of one and the same territory made during different seasons, but under comparable atmospheric optical conditions of photographing. Various technology of phenooptical measurments makes it possible to study phenological changes on points, profiles and maps. Automatical methods of determining changes and compiling phenooptical maps are of the greatest interest.

УДК 539.22 : 581.44 : 582.951

И. Б. Сандина

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОБЕГА У ВИДОВ *SCOPOLIA* JACQ. (*SOLANACEAE*)

I. B. SANDINA. STRUCTURAL PECULIARITIES OF SHOOT IN SPECIES OF *SCOPOLIA* JACQ. (*SOLANACEAE*)

Дан сравнительный анализ структурных особенностей побега пяти видов *Scopolia*, показаны возрастные изменения и основные направления эволюции побега у изучаемой группы видов.

Среди пасленовых имеются виды с малоспециализированными побегами, которые выполняют вегетативную и репродуктивную функции и имеют крупные фотосинтезирующие листья в цветоносной области побега. Побеги такого типа характерны для видов *Scopolia*, *Hyoscyamus*, *Atropa belladonna* L. и других представителей сем. *Solanaceae*. Структурные особенности побегов пасленовых, в том числе и видов, имеющих облиственные соцветия, подробно рассмотрены в работах немецких ботаников (Pascher, 1910, 1960; Goebel, 1931; Troll, 1969), но почти не отражены в отечественной литературе. Исключение представляют работы И. Л. Крыловой (1973, 1976), посвященные анализу морфологической структуры надземных и подземных органов видов скополии. В этих работах репродуктивный побег скополии рассматривается как «антокладий» и дается определение этого термина по Гебелю. Крылова ссылается также на Тролля (Troll, 1969), который включил антокладий в свою систему соцветий и разбирает строение антокладия у *Scopolia carniolica* Jacq.

Однако понятия антокладия у Гебеля и Тролля неравнозначны. Гебель (Goebel, 1931), автор этого термина, понимал под антокладием систему побегов разных генераций с симподиальным или моноподиальным нарастанием и закономерным чередованием вегетативных и генеративных органов. Именно это определение Гебеля приводит в своих работах Крылова (1973, с. 108; 1976, с. 209). Тролль же дает более узкое определение антокладия, указывая, что «антокладий — это паракладий, который сохраняет свою облиственность в ходе дальнейшего ветвления» (Troll, 1969, с. 157). «Парокладий», по Троллю, это побег повторения, т. е. боковой побег, повторяющий структуру главного побега — «Unterbau». Из последнего определения неясно, имеет ли антокладий, подобно паракладию, одноосную структуру (в строгом смысле «побег повторения» может быть только одноосным) или же представляет собой симподиально ветвящуюся систему. Замечание Тролля, что антокладий образуется за один вегетационный период и для него характерна усиливающаяся акротония, дает основание считать, что антокладий является сложной симподиальной системой. Крылова, несмотря на приведенное ею гебелевское определение антокладия, понимает его, по Троллю, как облиственное парциальное соцветие. Она пишет, что «у всех видов *Scopolia* вегетативная ортотропная часть побега заканчивается цветком, ниже которого образуется несколько антокладиев, . . . состоящих из симподиально сочлененных побегов разных порядков — членов антокладия» (1976, с. 209).

Таким образом, термин «антокладий» в понимании Тролля и Крыловой указывает лишь на облиственность парциальных соцветий, нарастающих симподиально, но не отражает характера всего соцветия и особенностей строения монокарпического побега в целом.

Задача настоящей работы — дать сравнительный анализ репродуктивных побегов различных видов скополии с целью выявления их общих и отличительных признаков, возрастных тенденций в изменении структуры побегового тела растений и основных направлений эволюции побега в пределах рода *Scopolia*.

Исходным материалом для изучения послужили живые растения *Scopolia tangutica* Maxim., *S. stramonifolia* (Wall.) Semenova, *S. sinensis* Hemsl., *S. carniolica* Jacq. и *S. caucasica* Kolesnik., выращиваемые в условиях культуры на Научно-опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Отрадном (Ленинградская обл., Приозерский р-н).

Виды рода *Scopolia* в обработке М. Н. Семеновой (1955) разделены на три ряда: *S. tangutica* и *S. stramonifolia* отнесены к серии *Anisodus*, *S. sinensis* — к промежуточному ряду *Intermedia*, *S. carniolica*, *S. japonica* Maxim. и *S. parviflora* (Dunn) Nakai — к серии *Carniolicae*. К последнему ряду следует отнести и *S. caucasica*, видовая самостоятельность которой признается не всеми.

Все виды скополии — многолетние, многократно плодоносящие травянистые растения. Надземные удлиненные части побегов отмирают в конце вегетационного периода, а подземные части их функционируют как органы запаса и возобновления в течение многих лет. Особенности формирования подземных органов видов *Scopolia* рассмотрены нами ранее (Сандина, 1977).

В настоящей работе в качестве основной структурной единицы побегового тела изучаемых растений рассматривается «годичный», или «монокарпический»,[1] побег, возникший из одной почки возобновления за один вегетационный период. У видов скополии он представляет собой сильно разветвленную систему, состоящую из более мелких структурных единиц — элементарных побегов разного порядка ветвления (рис. 1).

Структура побега у видов скополии претерпевает значительные изменения в течение онтогенеза. У всех видов скополии первичный побег, формирующийся из зародышевой почечки, по морфологическим особенностям существенно отличается от побегов, образующихся в последующие годы вегетации. Для первичного побега характерны укороченные междоузлия, утолщенные узлы и довольно крупные короткочерешковые листья.

Наблюдаются существенные различия в строении и габитуальном облике первичного побега у разных видов. Так, у видов серии *Anisodus* к концу первого года вегетации главная ось побега достигает в среднем 70 см длины и несет в среднем по 21 (скополия гималайская)—28 (скополия тангутская) очередных листьев. Пазушные ветви образуются на всем протяжении главной оси в акропетальной последовательности. По мере роста побега основание его принимает плагиотропную ориентацию, а верхушка и боковые ветви имеют восходяще ортотропное положение. Побег имеет базитоническую продольную симметрию, наиболее длинные боковые ветви образуются в пазухах 3—5-го листа снизу.

У скополии гималайской часть особей зацветает в ювенильном состоянии, к концу первого года жизни. При этом цветком завершается не только главная ось первичного побега, но и две-три самые верхние боковые ветви, в результате чего образуется малоцветковое соцветие, которое можно рассматривать как простой дихазий или плейохазий. Соцветия такого типа называют также «полузонтиками», «малоцветковыми верхоцветниками» (Тахтаджян, 1948) или «облиственной цимой» (Stebbins,

---

[1] Эти понятия, предложенные И. Г. Серебряковым (1952), в данном случае совпадают.

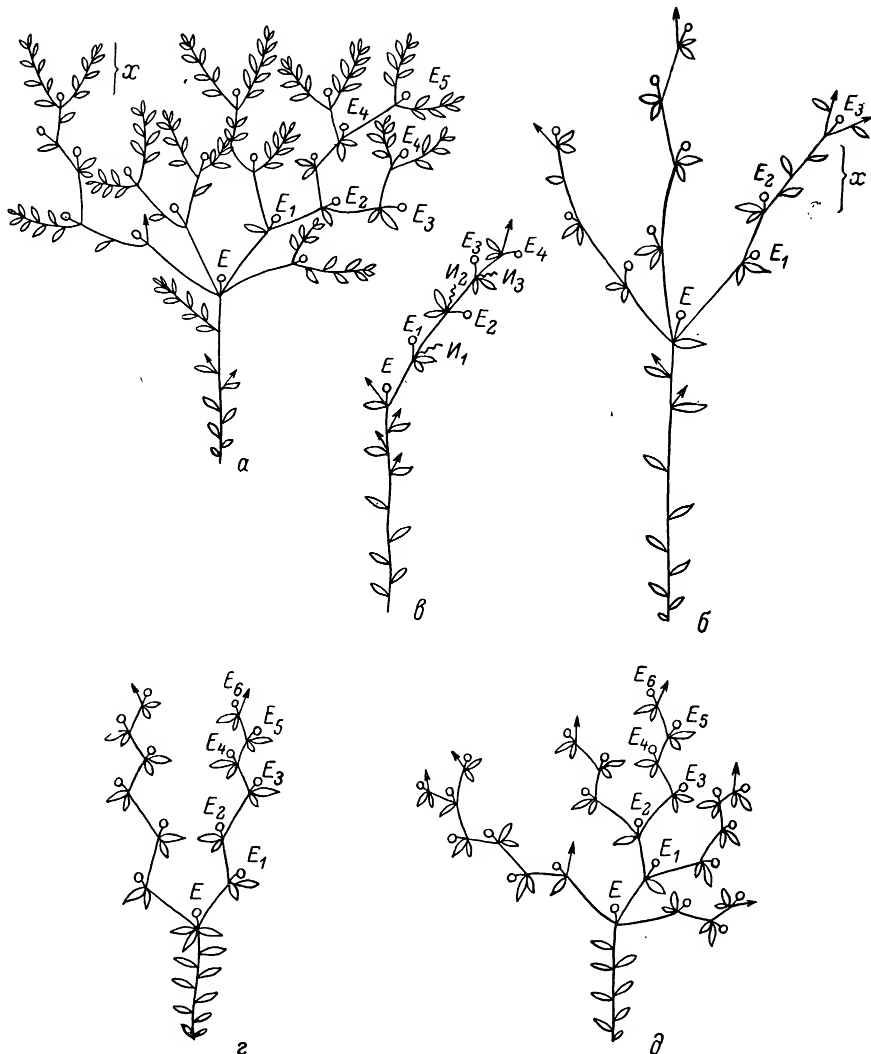


Рис. 1. Схема строения репродуктивного побега у растений видов *Scopolia*.

а — *S. tangutica*, *б* — *S. stramonifolia*, *в* — *S. sinensis*, *г* — *S. carniolica*, *д* — *S. caucasica*. *E* — терминальный цветок; E_1, E_2 и т. д. — цветки замещающих осей I, II и т. д. порядков; $И_1$, $И_2$ и т. д. — пазушные парциальные соцветия типа извилины; *x* — очередное расположение листьев на замещающем побеге.

1973). Цветки образуются иногда и на нижних, наиболее развитых боковых ветвях первого порядка.

У скополии тангутской верхушечная меристема первичного побега до конца вегетационного периода остается в вегетативном состоянии. Первое цветение растений наблюдается на втором-третьем году жизни.

У представителя серии *Intermedia* — скополии китайской — нарастание первичного побега происходит более медленными темпами, чем у других видов скополии. К концу вегетационного периода на побеге насчитывается от 7 до 14 листьев, междоузлия остаются укороченными, в результате чего побег имеет форму, близкую к розеточной. Общая высота растений не превышает 10 см. Боковые ветви обычно не развиваются.

У видов серии *Carniolicae* главная ось первичного побега имеет 30—45 см высоты, несет от 10 до 16 листьев. У отдельных экземпляров первичная ось переходит к симподиальному ветвлению, образуя 2—3 замещающих побега.[2] Последние в ходе дальнейшего ветвления дают замещающие

[2] Ниже будет показано, что замещающие побеги по характеру возникновения существенно отличаются от аксиллярных и не являются пазушными в строгом смысле этого слова.

ветви II и III порядков. Пазушные ветви на всем протяжении главной оси остаются в зачаточном состоянии. Таким образом, для первичного побега видов этого ряда характерны акротоническая продольная симметрия и ранний переход к симподиальному нарастанию.

К осени у видов скополии, за исключением *S. sinensis*, в основании первичного побега закладывается слой отделительной ткани, по линии которого побег обламывается целиком. У скополии китайской надземная часть побега не отпадает, а остается на растении в засохшем состоянии.

Возобновление растений во второй год вегетации происходит, как правило, за счет развития семядольных почек, поэтому особи второго года вегетации образуют чаще всего по два побега возобновления.[3] В последующие годы почки возобновления формируются в пазухах чешуй при основании удлиненного ортотропного побега текущего года. Отделительный слой обычно закладывается на уровне пятого узла снизу, а базальная часть монокарпического побега с пятью пазушными почками включается в состав каудекса (виды серии *Anisodus*) или корневища (виды серии *Carniolicae*). Обычно не все почки формируются как почки возобновления, часть из них остается «спящими».

С увеличением возраста растений происходят значительные изменения в морфологии репродуктивного побега: моноподиальный тип ветвления дополняется симподиальным, усиливается акротония побега, происходит ускоренное развитие замещающих побегов при постепенном подавлении развития пазушных ветвей, возрастают число ярусов симподиального ветвления и общая высота репродуктивного побега, увеличиваются длина междоузлий и длина листовых черешков, размеры же листовой пластинки, наоборот, имеют тенденцию к уменьшению. Максимальные размеры листьев характерны обычно для молодых особей (первые два-три года жизни), а при дальнейшем увеличении возраста размеры листьев уменьшаются. Аналогичная тенденция проявляется и в степени развития пазушных ветвей: удлиненные пазушные ветви по всей длине главной оси образуются у видов серии *Anisodus* в первый и второй годы, а у *S. sinensis* — на третий год жизни. В последующие годы вегетации у этих видов все пазушные ветви частично или полностью редуцированы, ветвление монокарпического побега осуществляется в основном за счет образования замещающих побегов. У наиболее продвинутых видов серии *Carniolicae* редукция пазушных ветвей выражена начиная с первичного побега.

Монокарпические побеги взрослых особей видов скополии можно условно подразделить на две части — вегетативную, представленную главным побегом и его пазушными производными, остающимися обычно в вегетативном состоянии, и репродуктивную, представляющую собой облиственное малоспециализированное соцветие цимоидного типа.

Главная ось монокарпического побега — гипотагма[4] — несет от 15 до 28 очередных листьев, а в верхней ее части образуются цветок и несколько замещающих побегов. Листовые члены гипотагмы закономерно изменяются в акропетальном направлении от чешуй к катафиллам[5] и настоящим листьям. Междоузлия гипотагмы распределяются по типу многовершинной кривой, листья то сближены в пары и ложные мутовки, то разделены удлиненными междоузлиями без какой-либо определенной закономерности (рис. 2). Отчетливую тенденцию к мутовчатому сближению проявляют обычно листья верхнего цикла гипотагмы, которые являются наиболее крупными листьями монокарпического побега. Помимо

---

[3] Часто наблюдается преждевременное развитие семядольных почек в первый год вегетации, в связи с чем соответственно возрастает и число побегов возобновления у особей второго года жизни.

[4] Тролль вслед за Гебелем называет главную ось репродуктивного побега «Unterbau», а для международного употребления предлагает использовать термин «гипотагма» (hypotagma), предложенный Радлькофером (Radlkofer, 1890, с. 179; цит. по: Troll, 1964, с. 181).

[5] Чешуи расположены обычно при основании побега под землей; катафиллы — чешуевидные листья низовой формации монокарпического побега.

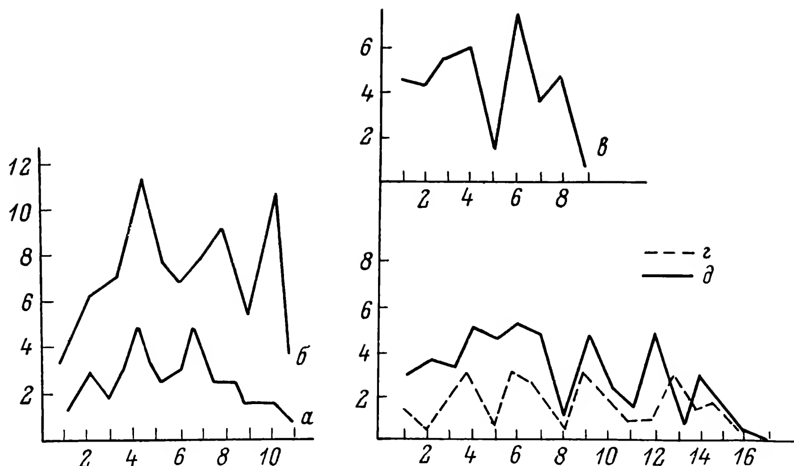


Рис. 2. Распределение длины междоузлий гипотагмы в акропетальной последовательности.

На оси абсцисс — номера междоузлий по порядку; *на оси ординат* — их длина (в см). *а—д* — то же, что на рис. 1.

тенденции к сближению, они проявляют еще тенденцию к рекаулесценции, или так называемому «эпифильному сдвигу», на замещающую ось.

Листорасположение гипотагмы приближается к $^2/_5$. Число листьев в верхней мутовке находится в обратной зависимости от числа замещающих побегов I порядка. Если замещающие побеги образуются в числе пяти, то все листья верхнего цикла оказываются «унесенными» вверх на соответствующие им замещающие оси. Если же замещающие побеги не образуются совсем и терминальный цветок является единственным цветком монокарпического побега, то листья верхнего цикла образуют пятичленную мутовку.

Пазушные почки гипотагмы закладываются в акропетальной последовательности, и в зависимости от степени и характера их развития главная ось монокарпического побега может быть подразделена на зоны возобновления, торможения и обогащения.[6] Основание гипотагмы вместе с почками возобновления образует инновационную зону (зону возобновления). Пазушные почки средней и верхней части гипотагмы, возникающие в пазухах катафиллов и зеленых листьев, или «замирают» на стадии почки, образуя зону торможения, или по мере роста репродуктивного побега трогаются в рост и образуют вегетативные ветви, создавая зону обогащения.

Замещающие побеги, формирующие соцветие, отличаются от пазушных не только структурными и функциональными особенностями, но и характером возникновения. Их образование совпадает с переходом верхушки главного побега от вегетативного состояния к репродуктивному. Непосредственные наблюдения за состоянием апекса побега в период формирования соцветия [7] показали, что на формирование терминального цветка расходуется не вся верхушечная меристема, а лишь небольшой ее сектор. Бо́льшая часть верхушечной меристемы, прилегающая к примордиям верхних листьев, идет на образование нескольких замещающих меристем.

Замещающие меристемы отличаются от пазушных целым рядом существенных особенностей. Они возникают с самого начала как меристемати-

---

[6] Термины заимствованы из работы Тролля (Troll, 1964).

[7] Препарировали и изучали живые почки возобновления на разных стадиях их развития. Препарированные верхушки рассматривали под микроскопом МБС-1 и зарисовывали с помощью рисовального аппарата РА-4.

ческие участки широкой протяженности. Каждая из замещающих меристем, едва она обнаруживается, оказывается по своему диаметру значительно шире основания прилегающего к ней листового зачатка (рис. 3). Деятельность замещающих меристем, так же как и пазушных, начинается с формирования двух листовых примордиев — зачатков предлистьев, возникающих последовательно и расположенных трансверсально по отношению к кроющему листу.[8] Но в отличие от пазушных меристем зачатки предлистьев появляются на значительном расстоянии друг от друга и от центра замещающей меристемы.

Обособление замещающих меристем начинается очень рано, когда верхние листья гипотагмы имеют вид небольших листовых примордиев, а терминальный цветок находится еще на стадии недифференцированного бугорка. Благодаря значительному объему замещающих меристем формирование побегов из них происходит очень быстрыми темпами. После возникновения примордиев двух предлистьев [9] широкий и плоский конус нарастания замещающего побега в свою очередь разделяется на несколько сегментов, один из которых превращается в примордий цветка II порядка, а остальные обособляются в замещающие меристемы II порядка и т. д.; каждая из замещающих меристем формирует примордии двух предлистьев, а затем образует зачаток цветка и замещающую меристему следующего порядка. Всего на репродуктивном побеге может быть до 8—9 порядков ветвления.

Рекаулесцентное смещение кроющего листа на замещающую ось у видов скополии объясняется особенностями формирования и роста замещающих побегов. В результате раннего разделения верхушечной меристемы на несколько крупных замещающих меристем зачатки верхушечных листьев оказываются включенными в основания прилегающих к ним замещающих осей и в ходе дальнейшего роста последних «уносятся» вверх до оси следующего порядка. Именно так образуются внепазушные побеги

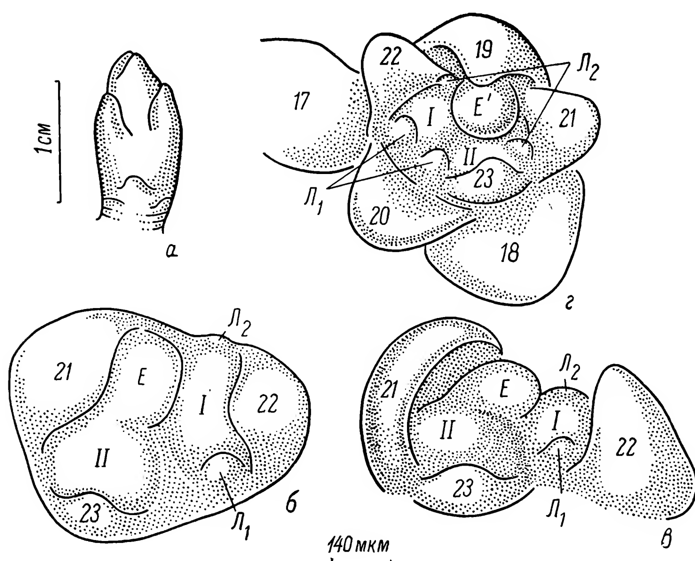


Рис. 3. Начальные стадии формирования соцветия в почке возобновления *Scopolia stramonifolia*.

а — общий вид почки возобновления; *б* — верхушка почки в период разделения терминальной меристемы на три сектора; *в* — то же, вид сбоку; *г* — аналогичная верхушка на более поздней стадии обособления замещающих меристем. *E* — сектор терминального цветка; *E'* — примордий терминального цветка перед началом дифференциации; *I*, *II* — секторы замещающих меристем; $Л_1$, $Л_2$ — примордии двух предлистьев, формируемых замещающей меристемой; *17—23* — порядковые номера листьев гипотагмы (снизу вверх).

[8] Лист не является в полном смысле «кроющим», так как его основание охватывает лишь часть замещающей оси.

[9] Реже закладываются зачатки еще нескольких листовых членов.



Рис. 4. Верхняя часть соцветия *Atropa belladonna*, нарастающая по типу монохазия.
$И_1$, $И_2$, $И_3$ — пазушные парциальные соцветия; E_1, E_2, E_3 — цветки соответствующих замещающих осей.

в области соцветия у видов *Scopolia* и *Atropa*. Вероятно, аналогичным образом они возникают и у других пасленовых.

Развитие замещающих побегов не мешает возникновению аксиллярных почек в пазухах рекаулесцентно смещенных листьев. У видов ser. *Anisodus* эти пазушные почки остаются обычно в «заторможенном» состоянии или образуют небольшие вегетативные побеги, а у *S. sinensis* и *Atropa belladonna* часто дают начало фертильным побегам. Последние имеют укороченные междоузлия, мелкие листья и нарастают симподиально по типу монохазия. Их можно рассматривать как специализированные парциальные соцветия типа извилины (рис. 1, *в*; 4). У *Scopolia sinensis* аналогичные парциальные соцветия часто возникают и в пазухах верхних листьев гипотагмы, а у *Atropa belladonna* они образуются иногда по всей длинне гипотагмы за исключением пазух самых нижних листьев (рис. 4).

Формирование замещающих осей в области соцветия является общим признаком для всех видов скополии. Только у *S. sinensis* были обнаружены единичные репродуктивные побеги с исключительно пазушным ветвлением (рис. 5). Число таких побегов, однако, не превышало 0.9%

от общего числа монокарпических побегов (см. таблицу), а у *S. carniolica* часть наиболее слабо развитых побегов не имела ни пазушных, ни замещающих ветвей и заканчивалась одиночным терминальным цветком.

Число замещающих побегов первого порядка, определяющее характер соцветия, значительно варьирует в пределах каждого вида. Как видно из таблицы, у *S. tangutica* преобладает плейохазий, у *S. carniolica* — дихазий, у *S. sinensis* — монохазий. Форма соцветия у видов скополии не зависит от генотипа особи, она может варьировать у разных побегов в пределах одного растения. С увеличением возраста растений число замещающих побегов I порядка имеет тенденцию к уменьшению. Особенно наглядно это проявляется у особей скополии тангутской, у которой экземпляры, цветущие впервые, насчитывают иногда до 10—12 замещающих побегов I порядка. У многолетних экземпляров скополии тангутской в пределах одного монокарпического побега обычно представлены все формы симподиального ветвления. Соцветие в целом имеет вид плейохазиального цимоида, состоящего из терминального цветка и нескольких парциальных соцветий, образованных системой замещающих побегов. Каждое из парциальных соцветий ветвится сначала по типу дихазия, а затем переходит к монохазиальному нарастанию. Таким образом, по типологической системе Тролля (Troll, 1964) соцветие *S. tangutica* можно рассматривать как облиственный цимоид плейохазиальной формы с дихазиальным, а затем монохазиальным продолжением. Кроме того, отличительной особенностью этого вида является моноподиальное нарастание всех конечных ветвей соцветия, которые имеют очередное листорасположение и остаются вегетативными (рис. 1, *a*).



Рис. 5. Репродуктивный побег *Scopolia sinensis* с исключительно пазушными ветвями.

у — кроющие листья не смещены на аксиллярные оси, *E* — терминальный цветок (редуцирован), ур. п. — уровень почвы.

Распределение репродуктивных побегов у видов *Scopolia* и *Atropa belladonna* по числу замещающих осей I порядка

Вид	*n* *	Число замещающих осей I порядка **					
		0	1	2	3	4	5
S. tangutica	130	—	—	26.3	63.9	9.8	—
S. sinensis	120	0.9 ***	60.5	36.0	2.6	—	—
S. carniolica	200	7.0 ****	20.0	62.3	10.7	—	—
S. caucasica	200	—	1.0	52.0	44.0	2.2	0.8
S. stramonifolia	128	—	—	54.0	45.3	0.7	—
Atropa belladonna	100	—	—	50.0	45.0	5.0	—

* Общее число учтенных побегов.
** В процентах от *n*.
*** Монокарпические побеги, имеющие только пазушные ветви.
**** Побеги с одиночным терминальным цветком, у которых нет ни пазушных, ни замещающих ветвей.

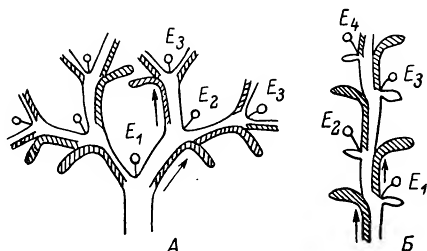


Рис. 6. Схема рекаулесцентного смещения листьев в случае дихазия (*А*) и монохазия (*Б*).

Стрелки показывают направление совместного роста листьев и замещающих осей. Обозначения те же, что на рис. 1.

Соцветия *S. stramonifolia*, *S. carniolica* и *S. caucasica* являются ди- или плейохазиальными облиственными цимоидами с монохазиальными окончаниями (рис. 1, *б*, *г*, *д*), а для *S. sinensis* наиболее типичен облиственный цимоид монохазиальной формы (рис. 1, *в*). Этот вид в отличие от других видов скополии способен к образованию пазушных парциальных соцветий с мелкими листьями и монохазиальной формой нарастания.

Побеги, нарастающие по типу монохазия, характеризуются парным расположением листьев. Кроющий лист, смещенный вверх до цветка, образует пару с листом оси следующего порядка. Последний остается на месте, так как вторая ось не развивается (рис. 6, 7). Парные листья монохазия располагаются не супротивно по отношению друг к другу, а под углом и фактически относятся к осям разного порядка. Один из них — рекаулесцирующий — по своим размерам значительно больше второго. У видов ser. *Carniolicae* парные листья различаются, кроме того, и по форме листовой пластинки (рис. 8).

В случае монохазиального нарастания соцветия, когда поочередно развивается то одна, то другая из замещающих осей, цветки, завершающие эти оси, оказываются смещенными к пазухе меньшего из парных ли-

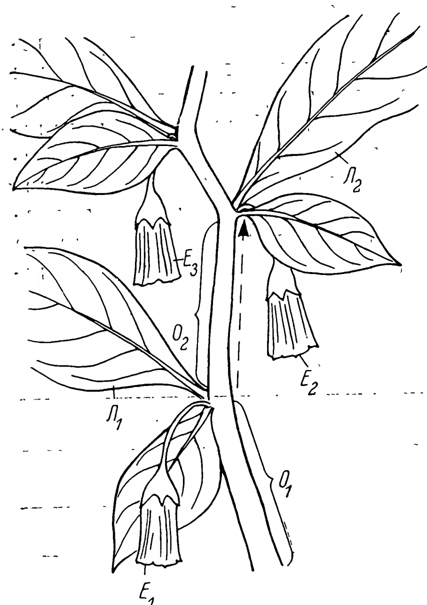


Рис. 7. Парное расположение листьев на репродуктивном побеге *Scopolia carniolica*.

$О_1$, $О_2$ — замещающие оси I и II порядков; $Л_1$, $Л_2$ — соответствующие им кроющие листья. *Пунктиром* показан путь совместного роста оси и кроющего листа. Остальные обозначения, как на рис. 1.

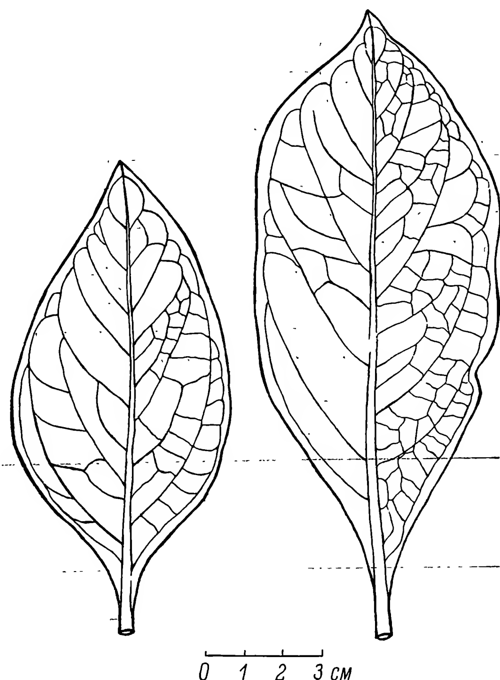


Рис. 8. Размеры и форма парных листьев монохазия у *Scopolia carniolica*.

стьев и выглядят пазушными, несмотря на свое терминальное происхождение.

Изменения формы симподиального ветвления и характера листорасположения от нижнего яруса монокарпического побега к верхним, по-видимому, можно рассматривать как продольные ретенции (Тахтаджян, 1954). Плейохазий и очередное листорасположение являются в данном случае палеоморфными структурами, сохранившимися в качестве постоянных частей взрослых растений. Аналогичный пример продольной ретенции по характеру листорасположения приведен А. Л. Тахтаджяном (1943) для ископаемого девонского рода, у которого спиральное листорасположение, характерное для нижнего яруса побега, выше по стеблю заменяется мутовчатым.

Еще одним примером продольной ретенции, наблюдаемым у видов ser. *Carniolicae* и в меньшей степени у *S. tangutica*, является изменение края листовой пластинки у листьев одного и того же монокарпического побега: листья гипотагмы обычно цельнокрайные, а выше, на замещающих осях, листья часто имеют пластинку с неравнозубчатым краем.

Мутовчатое сближение листьев наблюдается часто не только в верхней части гипотагмы, но и на замещающих побегах, в том случае, если они образуют несколько листовых членов (рис. 9). Образование большого числа очередных листьев на замещающих побегах мы рассматриваем как реверсию к более примитивной структуре побега.

Сравнительный анализ структуры репродуктивного побега у видов *Scopolia* с учетом возрастных изменений этой структуры позволяет понять основное направление эволюции монокарпического побега у изучаемой группы видов. Эволюция, по всей вероятности, шла от неспециализированного репродуктивного побега типа облиственной цимы к формированию малоспециализированного соцветия — облиственного цимоида монохазиальной формы. Облиственная цима характерна для молодых особей видов ser. *Anisodus*. Она представляет собой репродуктивный побег с удлиненной главной осью и длинными пазушными ветвями, которые нарастают моноподиально и в большинстве случаев остаются вегетативными. Верхушка главной оси завершается цветком и несколькими замещающими ветвями, которые повторяют структуру главной оси: сначала нарастают моноподиально, образуя несколько очередных листьев, а затем заканчиваются цветком. В дальнейшем путем неотении (остановки развития на более ранних стадиях) происходило сближение очередных листьев в ложную мутовку с последующей редукцией числа листьев в мутовке. Многочисленные примеры, иллюстрирующие постепенную редукцию листьев на замещающих побегах разного порядка ветвления, мы находим у видов ser. *Anisodus* и у *S. caucasica* (рис. 9). Уменьшение числа листьев на замещающих побегах неизбежно приводит к сокращению числа замещающих побегов следующего порядка. Этот путь развития привел к формированию облиственного соцветия цимоидного типа, наиболее специализированной формой которого является монохазий. Именно такой тип облиственного соцветия, наиболее часто встречающийся у *S. carniolica*, представляет собой наиболее типичную форму антокладия в понимании Тролля (Troll, 1969).

Плейохазий для видов скополии, за исключением *S. sinensis*, является, по всей вероятности, более примитивным типом симподиального ветвления. В пользу этого свидетельствует большее число замещающих ветвей I порядка на побегах в первые годы цветения особей по сравнению с последующими, а также приуроченность плейохазия к нижнему, более консервативному ярусу соцветия и замена его на дихазий и монохазий выше.

Особое место по морфологии побега занимает скополия китайская. У этого вида, так же как у скополии карниолийской, первое симподиальное ветвление чаще всего происходит по типу монохазия, реже встречаются дихазий или плейохазий, представленный тремя замещающими осями. Но в отличие от других видов скополии у *S. sinensis* при монохазии обычно не наблюдается мутовчатого расположения листьев под цветком,



Рис. 9. Репродуктивный побег *Scopolia carniolica.*

E — след после опадения терминального цветка, *1* — мутовчатое сближение листьев на замещающих побегах, *2* — редуцированные листья, *3* — черешки срезанных листьев гипотагмы.

завершающим главную ось. Вероятно, у этого вида тенденция мутовчатого сближения листьев в верхней части гипотагмы была выражена в меньшей степени, чем у других видов скополии.

Следовательно, ветвление по типу монохазия в данном случае является уже не вторичным, как у остальных видов скополии, а первичным. Так как сближение листьев у особей скополии китайской отсутствовало, побеги ее, минуя стадию плейохазия, развивались в форме дихазия и монохазия.

В то же время побег *S. sinensis* нельзя рассматривать как наиболее примитивный, поскольку он несет и черты более высокой организации по сравнению с побегами видов ser. *Anisodus*. Для многолетних экземпляров

S. sinensis характерны почти полная редукция пазушного ветвления гипотагмы и высокая специализация пазушных ветвей в области соцветия. Последнее в значительной степени сближает этот вид с *Atropa belladonna*.

Своеобразие структурных особенностей побега *S. sinensis* подтверждает высказанное нами ранее (Сандина, 1977) предположение о необоснованности выделения данного вида в качестве представителя промежуточного ряда *Intermedia* в пределах рода *Scopolia* в обработке Семеновой (1955).

Малоспециализированнные репродуктивные побеги типа облиственной цимы могли быть исходными не только для рассмотренного выше, но и для других направлений эволюции монокарпических побегов пасленовых. Например, для двух описанных Пашером (Pascher, 1960) противоположных по характеру и степени облиственности типов соцветий, представителями которых являются *Physochlaina orientalis* (Bieb.) G. Don и *Mandragora caulescens* Clarke (syn. *Anisodus caulescens*). У первого вида функцию ассимиляции выполняют листья главной оси побега, а в области соцветия листья редуцированы до мелких чешуй. У второго вида главная ось побега сильно укорочена, цветки образуются только в нижних ярусах соцветия, а фотосинтезирующие листья расположены выше на конечных ветвях монокарпического побега (рис. 10). Пашер рассматривает конечные ветви этого вида как стерильные симподии, но, судя по его рисункам, не исключена возможность их моноподиального нарастания, как это имеет место у *Scopolia tangutica*.

Побеги *Przewalskia tangutica* Maxim., морфологические особенности которых подробно описаны в работах Пашера (Pascher, 1910), представляют собой еще одно направление развития побегов пасленовых. Для этого вида характерны срастание пазушных ветвей с главной осью побега — конкаулесценция (konkaulescentia) — и значительная редукция всех осевых частей репродуктивного побега. Все пазушные ветви у этого вида нарастают симподиально и образуют парциальные соцветия монохазиальной формы. Еще в большей степени стебель редуцирован у видов *Mandragora*, представляющих собой типичные розеточные растения с укороченной гипотагмой и крупными прикорневыми листьями.

Эволюция репродуктивного побега в пределах сем. *Solanaceae* шла, по-видимому, в нескольких радиально расходящихся направлениях, конечные, наиболее специализированные звенья которых представлены *Hyoscyamus niger* L., *Physochlaina orientalis*, *Przewalskia tangutica* и розеточными видами *Mandragora* (рис. 10). Все эти типы репродуктивных побегов, несмотря на их кажущееся разнообразие, имеют, однако, много общих структурных особенностей, доказывающих их генетическую близость (Pascher, 1960). Это подтверждается также наличием переходных форм между крайними специализировванными типами соцветий и менее специализированными репродуктивными побегами того или иного направления развития.

Репродуктивные побеги видов скополии серии *Anisodus*, особенно побеги, характерные для молодых, цветущих впервые особей, представляются нам наименее специализированным типом репродуктивного побега для сем. *Solanaceae*. Этот тип побега мог быть исходным для различных, рассмотренных выше направлений эволюции побега в пределах данного семейства. Аналогичный тип репродуктивного побега, названный Стеббинсом (Stebbins, 1973) облиственной цимой, рассматривается им как наиболее примитивный тип соцветия цветковых.

Из вышеизложенного можно сделать следующие выводы.

1. Структура побега у видов скополии меняется с изменением возраста растений. Первичный побег отличается от последующих монокарпических побегов утолщенными узлами, крупными короткочерешковыми листьями (за исключением *S. sinensis*), удлиненными пазушными ветвями (виды ser. *Anisodus*), базитонической или мезотонической продольной симметрией, слабой степенью развития замещающих побегов при переходе растений в репродуктивное состояние. С увеличением возраста растений

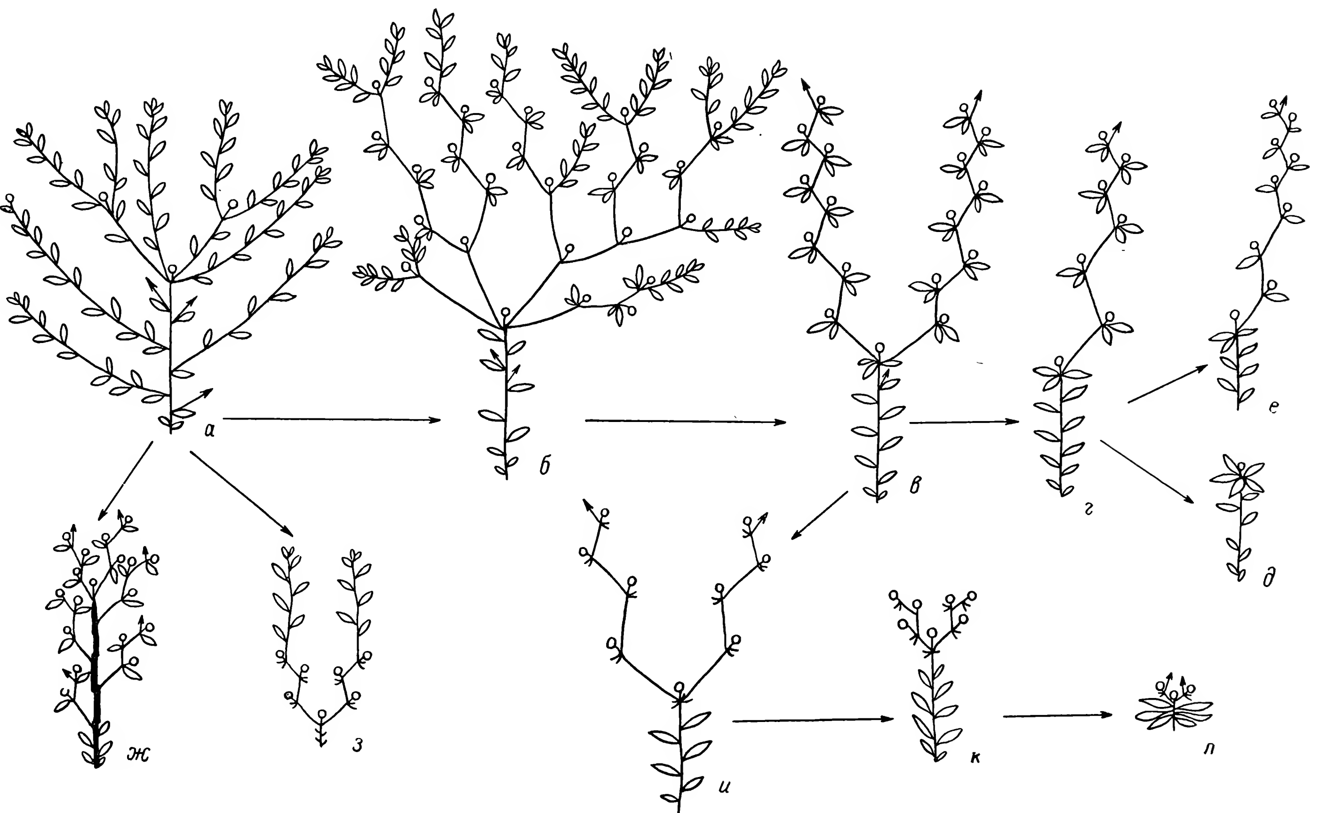


Рис. 10. Схема основных направлений эволюции репродуктивного побега у представителей сем. *Solanaceae*.

а — виды серии *Anisodus*, молодые экземпляры; *б* — многолетние экземпляры этих же видов и *Atropa belladonna*; *в*, *г* — виды серии *Carniolicae*; *д* — угнетенные побеги *Scopolia carniolica*; *е* — *Hyoscyamus niger*; *ж* — *Przewalskia tangutica*; *з* — *Mandragora caulescens*; *и* — *Physochlaina praealta*; *к* — *Ph. orientalis*; *л* — *Mandragora officinarum*.

происходят усиление развития замещающих побегов и подавление развития пазушных ветвей, сокращение числа замещающих осей, участвующих в создании соцветия при увеличении числа порядков ветвления.

2. Монокарпический побег взрослых особей видов скополии имеет акротоническую продольную симметрию и представляет собой многоярусную систему, состоящую из главной оси — гипотагмы — и облиственного соцветия цимоидного типа в форме плейохазия, дихазия или монохазия.

3. Замещающие побеги, формирующие малоспециализированное соцветие видов скополии, по характеру возникновения и морфологическим особенностям значительно отличаются от пазушных побегов гипотагмы. Они хорошо отличимы в общей системе монокарпического побега по характерному для них рекаулесцентному смещению кроющих листьев.

4. *Scopolia sinensis* по структуре побега существенно отличается от других видов *Scopolia* наличием пазушных парциальных соцветий, характером отмирания побегов и некоторыми другими особенностями, что подтверждает высказанное ранее (Сандина, 1977) предположение о необоснованности выделения ее в качестве промежуточного ряда *Intermedia* в пределах рода *Scopolia*. По строению побега *S. sinensis* стоит ближе к *Atropa belladonna*, чем к остальным видам рода *Scopolia*.

5. Изменения структуры побега разных видов скополии в процессе развития растений дают возможность построить последовательный морфогенетический ряд, демонстрирующий переход неспециализированного малоцветкового репродуктивного побега типа облиственной цимы к более специализированному монокарпическому побегу, формирующему облиственное соцветие цимоидного типа с тенденцией перехода плейохазиальной формы соцветия в дихазиальную, а затем — в монохазиальную. Этот ряд отражает, по-видимому, основное направление эволюции побега в пределах рода *Scopolia*.

6. Наименее специализированным, а следовательно, и более примитивным типом побега среди видов *Scopolia* обладают виды ser. *Anisodus*. Побеги видов ser. *Carniolicae* несут в своем строении черты большей специализации.

ЛИТЕРАТУРА

Крылова И. Л. 1973. О морфологической структуре видов рода *Scopolia* Jacq. emend. Link в связи с эволюцией рода. Бюлл. МОИП. Отд. биол. 78, 4. — 1976. Эволюция морфологической структуры побегов и ритма развития на примере рода *Scopolia* Jacq. emend. Link. Тр. МОИП, 42.

Сандина И. Б. 1977. Особенности строения и формирования подземных органов у видов *Scopolia* Jacq. (*Solanaceae*). Бот. ж., 62, 3.

Семенова М. Н. 1955. Скополия и ее народнохозяйственное значение. Автореф. канд. дис. БИН, Л.

Серебряков И. Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений.

Тахтаджян А. Л. 1943. Соотношение отногенеза и филогенеза у высших растений. Науч. тр. Ереванск. гос. унив., XXII. — 1948. Морфологическая эволюция покрытосеменных. — 1954. Вопросы эволюционной морфологии растений.

Goebel K. 1931. Blütenbildung und Sprossgestaltung. Jena.

Pascher A. 1910. Der Aufbau des Sprosses bei *Przewalskia*. Flora, Bd. 100. — 1960. Zur Morfologie einiger Blütenstande (Solanaceen). Flora, Bd. 148.

Stebbins G. L. 1973. Evolutionari Trends in the Inflorescence of Angiosperms. Flora, Bd. 162.

Troll W. 1964. Die Infloresсenzen. Bd. I. — 1969. Die Inflorescenzen. Bd. 2. Abt. 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 V 1977.

SUMMARY

Reproductive shoots of species of *Scopolia* are regarded as foliated inflorescences of cymoidal type. The characters of shoots common for all species are the «coverness» of the shoot apex with terminal flower and the presence of recaulescential displacement of leaves into the axillar axes corresponding to them. In *S. sinensis*, besides flowers crowning the axes of this or that order, axillar partial inflorescences of cincinous type are formed, which distinguishes this species from other *Scopolia* and resembles *Atropa belladonna* L. Among *Scopolia* the species of the ser. *Anisodus* possess the least specialized shoot. Shoots of species of the ser. *Carniolicae* in their structure demonstrate features of greater specialization.

УДК 581.3 : 582.662

А. А. Бутник

ТИПЫ РАЗВИТИЯ ПРОРОСТКОВ МАРЕВЫХ (*CHENOPODIACEAE* VENT.)

A. A. BUTNIK. TYPES OF DEVELOPMENT OF SEEDLINGS OF *CHENOPODIACEAE* VENT.

На основе морфолого-анатомических признаков выявлены два эволюционных типа развития проростков маревых: фолиарный и котиледонарный, отличающиеся по степени специализации мезофилла семядолей, развитию почечки, характеру формирования первичной проводящей системы. Первый тип является более распространенным и адаптированным.

Изучение проростков является важным моментом в познании онтогенеза растений. Проростки отражают первые этапы формирования вида, так как на этой стадии наиболее четко проявляются анцестральные признаки (Василевская, 1961). В фазе проростка наиболее ясно обнаруживаются корреляции между ростом и развитием листовых и осевых органов и их тканей. Практическая значимость изучения проростков определяется тем, что от темпа роста и дифференциации проводящей системы в начале онтогенеза зависят укоренение и выживание особи. Характер развития проростков является важным диагностическим признаком крупных таксонов и в нашем случае — показателем ксероморфности видов, их приспособленности к аридным условиям обитания.

Первые исследования начальных этапов развития растений были проведены в прошлом столетии в основном на уже сформированных проростках и посвящались выяснению способов перехода от структуры стебля к структуре корня, последовательности дифференциации проводящих элементов в оси.

На основе критического анализа мировой литературы и собственных наблюдений К. Эсау (Esau, 1954), В. К. Василевская (1959, 1961), М. Ф. Данилова (1963), Е. А. Кондратьева-Мельвиль (1969) отметили основные особенности развития, которые являются исходными при изучении проростков, это непрерывность проводящей системы, обеспечивающаяся системой прокамбиальных тяжей; отсутствие строгой закономерности в направлении дифференциации элементов ксилемы (бази- или акропетальном); раннее созревание элементов флоэмы по сравнению с элементами ксилемы. Общими признаками для многих проростков, принадлежащих к разным семействам, являются анцестральный характер строения главной жилки семядолей, прямая корреляция между темпом роста и дифференциацией органов проростка, зависимость развития сердцевины гипокотиля от объема почечки, наличие нескольких очагов дифференциации, связь между строением корня и характером семядольных следов.

Несмотря на значительное число работ по формированию структуры проростков, число исследованных в таком плане растений невелико, что объясняется большой трудоемкостью процесса изучения проростков в динамике от момента набухания семени. Мало изучены ранние этапы развития проростков у представителей семейства маревых *Chenopodiaceae*.

Фрон (Fron, 1899) одним из первых описал ход проводящих пучков в гипокотиле и корне сформированных проростков 14 видов маревых из 11 родов. Он отметил диархное расположение первичных проводящих элементов и уделил большое внимание симметричности расположения тканей. Фрон указывал, что структура корня складывается уже в зародыше, подчеркнул важность изучения последнего как отправного пункта для понимания развития структуры проростков.

Байзалпутра (Bisalputra, 1961) изучила строение проводящей системы проростков 22 австралийских видов маревых из 6 родов. Различия между видами в уровнях перехода от стеблевой структуры к корневого на протяжении гипокотиля она связывает с характером удлинения гипокотиля. Если очаг делений находится в верхней части гипокотиля, то он имеет стеблевой тип строения (роды *Atriplex*, *Kochia Bassia*), если — в нижней, то гипокотиль корневого типа (*Salicornia*). В последующей работе Байзалпутра и Эсау (Bisalputra, Esau, 1964) отметили раннее созревание элементов флоэмы еще в зародыше у *Chenopodium album* L., тогда как ксилема дифференцируется после прорастания.

При изучении зародышей 45 видов из 19 родов маревых была обнаружена зависимость между степенью специализации мезофилла семядолей и развитием почечки (Бутник, 1969, 1974). У видов с крупными центрическими, кранцевыми семядолями почка зародыша представлена конусом нарастания или имеет только два листовых примордия (*Salsola richteri* Kar., *S. paletzkiana* Litv., *S. paulsenii* Litv.).[1] Мелкие пластинчатые семядоли со слабодорсивентральным, изопалисадно-венцевидным, изопалисадным типом мезофилла коррелируют с хорошо развитой почечкой, несущей до 6—7 листовых примордиев (*Kochia prostrata* (L.) Schrad., виды *Nanophyton*, *Salsola orientalis* S. G. Gmel., *Climacoptera lanata* (Pall.) Botsch.).

В связи с этим представляет интерес проследить, как влияет эта корреляция на развитие и формирование первичной проводящей системы проростков.

Были изучены 3 вида со слабодорсивентральным типом мезофилла семядолей и 4—6-членной почечкой (*Salsola orientalis*, *S. gemmascens* Pall., *Climacoptera lanata*), 2 вида с дорсивентрально-венцевидным типом мезофилла и почечкой с 6 листовыми примордиями (*Kochia prostrata*, *K. scoparia* (L.) Schrad.), 4 вида с изопалисадным мезофиллом и 2—7-членной почечкой (*Ceratoides eversmanniana* (Stschegl. ex Losinsk.) Botsch. et Ikonn., *Nanophyton botschantzevii* Prat., *N. saxatile* Botsch., *N. erinaceum* (Pall.) Bunge) и 3 вида с центрическим типом мезофилла и почечкой с двумя листовыми примордиями или только из конуса нарастания (*Salsola richteri*, *S. paletzkiana*, *S. paulsenii*).

Плоды проращивали на фильтровальной бумаге, смоченной дистиллированной водой, в чашках Петри при температуре 20—23° С. За начало прорастания принималось появление кончика корешка из покровов. Фиксация проводилась ежедневно до 10—15-дневного возраста в 50° спирте. Сериальные срезы от середины семядолей до середины корешка сделаны опасной бритвой, окрашены метиленовой синью, флороглюцином с соляной кислотой и сфотографированы.

Прорастание у всех видов начинается с удлинения гипокотиля и корешка, прорывающего покровы. Через 1—2 суток семядоли освобождаются от покровов. Размеры проростков маревых резко варьируют как между родами, так и в пределах рода (*Kochia*, *Salsola*).

Морфология проростков маревых описана И. Т. Васильченко (1941) и А. А. Бутник (1972, 1977б). Все проростки имеют две зеленые, голые, цельнокрайные, пластинчатые или цилиндрические, сидячие семядоли, основания которых срастаются в семядольную трубку, защищающую почку.

---

[1] Латинские названия видов даны по «Определителю растений Средней Азии» (т. 3, 1972).

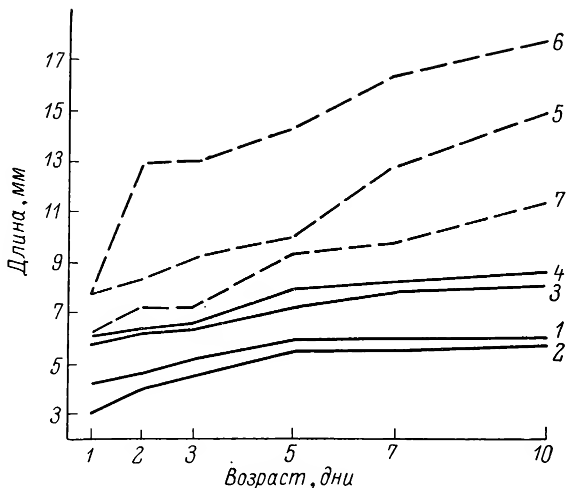


Рис. 1. Темп роста семядолей проростков.

1 — *Salsola orientalis* S. G. Gmel., *2* — *S. gemmascens* Pall., *3* — *Climacoptera lanata* (Pall.) Botsch., *4* — *Nanophyton erinaceum* (Pall.) Bunge, *5* — *Salsola richteri* Kar., *6* — *S. paletzkiana* Litv., *7* — *S. paulsenii* Litv.

Сплошной линией обозначены проростки фолиарного типа развития, *штриховой* — котиледонарного типа.

У видов с развитой почкой зародыша семядольная трубка длинная — 1—2 мм (*Salsola orientalis*, *Climacoptera lanata*). Если почка слабо развита и не имеет листовых примордиев или их мало, то длина семядольной трубки не превышает 0.2—0.3 мм (*Salsola richteri*, S. *paulsenii*). Гипокотиль цилиндрический у видов подсем. *Cyclolobeae* C. A. Mey. и овальный у видов подсем. *Spirolobeae* C. A. Mey. В первые 10 дней после прорастания развивается главный стержневой корень, боковые корешки формируются позже. По темпу удлинения семядолей и гипокотиля проростки маревых могут быть объединены в две группы.

У видов I группы (*Salsola orientalis*, *S. gemmascens*, *Climacoptera lanata*, видов рода *Nanophyton* и *Kochia*) удлинение семядолей в течение первых 10 дней и последующих незначительное, плавное; так же увеличивается и длина гипокотиля (рис. 1, 2).

У видов II группы (*Salsola richteri*, *S. paletzkiana*, *S. paulsenii*) семядоли быстро растут, начиная с момента прорастания, что сопровождается таким же быстрым удлинением гипокотиля. Е. А. Кондратьева-Мельвиль (1969) отметила наличие прямой корреляции между продолжительностью роста семядолей и гипокотиля. Наблюдения за ростом этих органов у маревых позволяют добавить, что интенсивный рост семядолей коррелирует с интенсивным ростом гипокотиля. Заключение И. Т. Васильченко (1936) о том, что укорачивание гипокотиля наблюдается в основном у многолетних видов, а большее его развитие — у однолетних, на маревых не подтвердилось, так как и однолетние, и многолетние виды имеют разные размеры и типы мезофилла семядолей и различную степень развития почечки в зависимости от их систематического положения и эволюционного уровня.

Удлинение корня проростков не обнаруживает четкой корреляции со строением и темпами роста семядолей и почечки. У большинства видов маревых, принадлежащих к разным жизненным формам, корень с момента прорастания удлиняется очень интенсивно, что, вероятно, обусловлено формированием и обитанием видов в аридных условиях (рис. 3). От скорости укоренения проростков зависит выживаемость особи и вида в целом в условиях нестабильной и недостаточной влажности почвы. Корни проростков *Nanophyton erinaceum*, *Salsola gemmascens* растут медленно, что коррелирует с замедленным нарастанием всех вегетативных органов, интенсивным органогенезом и низким уровнем обменных процессов по сравнению с другими маревыми (Захарьянц и др., 1971).

В семенах родов подсем. *Spirolobeae* нет запасных питательных веществ, а у видов подсем. *Cyclolobeae* их немного, поэтому прорастание и рост в первые дни жизни проростков осуществляются за счет питательных веществ зародыша, что приводит к быстрой вакуолизации тканей семядолей (кроме проводящих элементов) и клеток коры гипокотиля — корня.

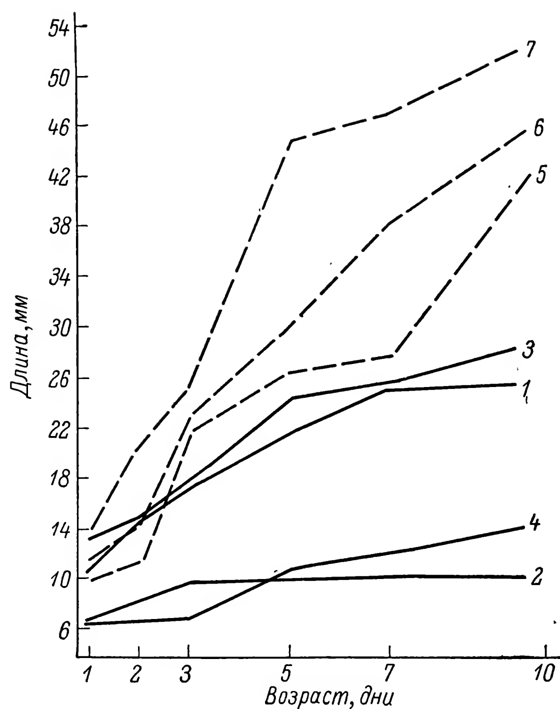


Рис. 2. Темп роста гипокотиля проростков.

Обозначения те же, что на рис. 1

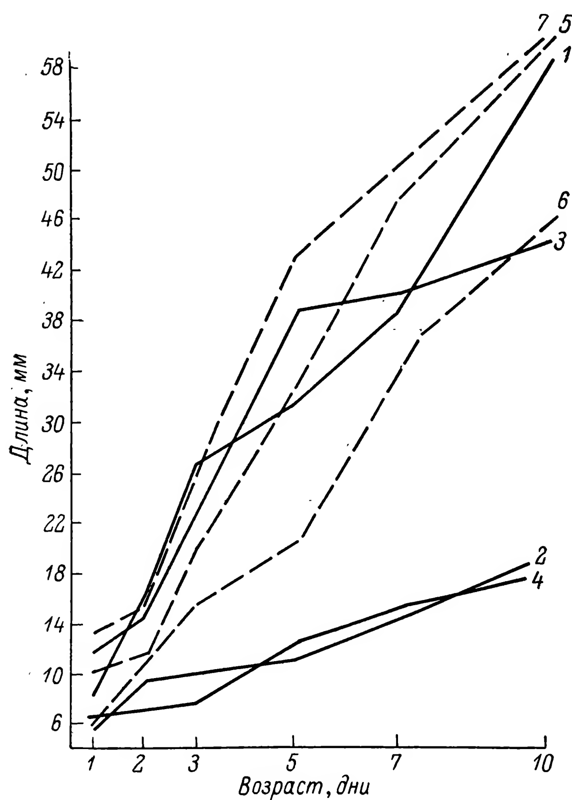


Рис. 3. Темп роста корня проростков.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Клетки тканей семядолей, коры осевых органов делятся антиклинально, слегка растягиваясь, поэтому увеличение числа рядов клеток в поперечном сечении семядолей и осевых органов не наблюдается и прирост органов в толщину незначителен.

По строению коры осевых органов Фрон (Fron, 1899) разделил проростки маревых на симметричные (*Cyclolobeae*) и асимметричные (*Spirolobeae*). Асимметричность осевых органов проростков маревых вызвана неравномерным развитием коры. Поперечные срезы гипокотиля и корня видов *Salsola*, *Climacoptera*, *Nanophyton* имеют форму овала, в апогейных концах которого кора состоит из 11—14 слоев паренхимы (кроме эпидермы и эндодермы), а в перигейном — из 5—6. Центральный цилиндр у большинства видов округлый. У видов с крупными семядолями кора гипокотиля и корня более многослойная, что подтверждает данные Эсау (Esau, 1954) и Е. А. Кондратьевой-Мельвиль (1969).

В процессе прорастания основные изменения происходят в центральном цилиндре оси и проводящей системе семядолей. В формировании первичной проводящей системы маревых прослеживаются общие для двудольных закономерности. Дифференциация первичной проводящей системы начинается в основании семядолей в первые сутки после прорастания и через несколько часов — в основании корня, чуть позже созревают проводящие элементы гипокотиля. Таким образом, у маревых четко прослеживаются три очага дифференциации первичной проводящей системы. Флоэма, прилегающая к перициклу, созревает раньше ксилемы и дифференцируется центропетально. Против флоэмных групп наблюдается потемнение клеток перицикла и эндодермы, что свидетельствует об особом биохимическом состоянии этих тканей (Бутник, 1970).

Проросток — единственный этап онтогенеза пустынных растений, на котором проявляются мезоморфные черты строения: относительная тонкостенность паренхимных клеток, отсутствие механических тканей и слабое одревеснение проводящих. Эти черты строения отражают мезофильную природу предков и сохраняются у пустынных растений в связи с более влажными условиями весеннего периода.

Полагаем, что на основании комплекса морфологических и анатомических признаков следует выделить два основных эволюционных типа развития проростков: фолиарный и котиледонарный.

Проростки фолиарного типа имеют пластинчатые, часто мелкие семядоли со слабодорсивентральным, изопалисадным или дорсивентрально-венцевидным мезофиллом. Уже в почке зародыша сформированы от 2 до 7, чаще 4—6 листовых примордиев (см. таблицу). После прорастания продолжается интенсивный органогенез листьев и в основании гипокотиля на 2—3 день дифференцируются листовые следы (рис. 4, *А*). При слиянии эпикотиля с семядольной трубкой видны от 2 до 9 проводящих пучков листовых следов. Вниз по гипокотилю листовые следы сливаются в два синтетических пучка, которые вместе с двумя семядольными следами образуют 4 флоэмно-сосудистые группы.

В семядолях на 7—10 день проявляются признаки старения: сильная вакуолизация паренхимных клеток, утолщение стенок флоэмы, сминание тканей, что приводит к уменьшению толщины всего органа, хотя они еще выглядят тургорными. Пожелтение и опадение семядолей наблюдаются через 3—4 недели после прорастания, максимальная их длина обычно не превышает 1—1.5 см. Интенсивное заложение листьев с коротким пластохроном — в 1—2 дня — и пазушных почек сопровождается торможением разрастания междоузлий, что приводит к розеточной форме роста в ювенильной фазе (рис. 4, *Б*). При переходе растений в прематурное состояние междоузлия несколько удлиняются за счет интеркалярного роста, хотя и остаются короткими (2—3 мм). Этот тип развития проростков преобладает у древних родов маревых — *Kochia*, *Nanophyton* — и исходных секций рода *Salsola*: *S. orientalis*, *S. gemmascens*, *S. imlicata* (Бочанцев, 1969), хотя не исключен и у некоторых более молодых родов: *Gamanthus*, *Halimocnemis*, *Climacoptera*.

Морфолого-анатомические показатели типов развития проростков маревых

Вид	Тип мезофилла семядолей	Число листовых примордиев в почке при прорастании	Время появления сосудов в листовых следах, дни от прорастания	Длина органов 10-дневного проростка, мм			Основание гипокотиля (максимальное число)	
				семядоли	гипокотиль	корень	листовых следов	слоев коровой паренхимы
Фолиарный тип								
Salsola orientalis	Слабодорсивентральный	4	3	6.0	25.8	58.2	4	7—11
S. gemmascens	То же	2—4	2	6.0	10.2	18.0	8	5—8
Climacoptera lanata	» »	6	3	8.4	28.4	44.4	8	8—12
Kochia prostrata ssp. *grizea*	Дорсивентрально-венцевидный	6	3	7.4	15.6	35.8	8	8
K. scoparia	То же	6	2	6.5	22.5	37.0	8	6
Ceratoides eversmanniana	Изопалисадный	2	2	5.6	14.6	20.9	4	12
Nanophyton erinaceum	»	4	2	8.5	12.0	18.0	4	6—10
N. saxatile	»	6	5	13.0	16.2	45.0	6	8—14
N. botschantzevii	»	7	5	17.0	15.8	29.4	9	7—12
Котиледонарный тип								
Salsola richteri	Центрический	2	8—10	13.8	41.7	60.0	2	10—13
S. paletzkiana	»	0	10	17.7	46.2	44.0	2	10—14
S. paulsenii	»	0	7	11.4	52.0	52.0	2	8—13

Проростки котиледонарного типа имеют цилиндрические, реже пластинчатые семядоли с центрическим или изопалисадным типом мезофилла. Почка в зародыше представлена только конусом нарастания или он несет 2 небольших листовых примордия. Семядоли долго являются основными фотосинтезирующими органами проростка, сохраняются на растении до 2 месяцев и достигают 2—3 см длины. В оси проростка доминируют семядольные следы, образующие широкие, почти смыкающиеся дуги (рис. 4, *В*). Дифференциация ксилемы в листовых следах в основании гипокотиля начинается на 7—10 день после прорастания. Каждый последующий лист растет после разрастания нижележащего междоузлия, ювенильная фаза безрозеточная (рис. 4, *Г*). Этот тип развития проростков наблюдается преимущественно у видов рода *Salsola*, принадлежащих к эволюционно молодым секциям (*Coccosalsola*, *Salsola*), — *S. richteri*, *S. paletzkiana*, *S. paulsenii*, *S. iberica* (Бочанцев, 1969), хотя возможен и у некоторых других родов, например у *Iljnia regelii*.

Несмотря на разную степень сложности строения почечки проростков, в гипокотиле изученных видов развита сердцевина, т. е. он имеет стеблевой тип строения почти на всем протяжении. Корневой тип строения гипокотиля Байзалпутра (Bisalputra, 1961) отмечала у видов *Salicornia*, *Arthrocnemum*.

Корни проростков всех изученных видов маревых имели диархное расположение первичных проводящих элементов, что в совокупности с данными Фрона (Fron, 1899), Шилкиной И. А. (1953), Байзалпутры (Bisalputra, 1961), Байзалпутры и Эсау (Bisalputra, Esau, 1964), А. А. Бутник (1970, 1972), Р. Н. Нигмановой, С. А. Пайзиевой (1974), С. Ю. Рожановского (1974) свидетельствует о стабильности этого признака в пределах семейства в онтогенезе, на разных уровнях корневой системы и в различных экологических условиях. Стабильность признака диархности, высокая степень специализации других морфолого-анатомических признаков (Василевская, 1940, 1965а; Бутник, 1977а, б; Конычева, Кадырова,

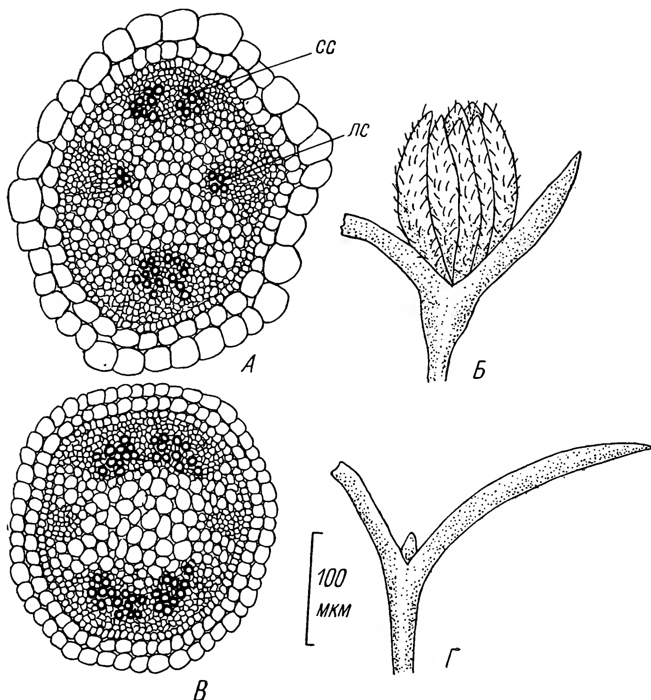


Рис. 4. Поперечные срезы через основание гипокотиля 7-дневного проростка (*А* — *Climacoptera lanata* (Pall.) Botsch., *В* — *Salsola paulsenii* Litv.) и соответственно (*Б*, *Г*) растения в ювенильной фазе.

сс — семядольный след, *лс* — листовой след.

1978) и общая редукция на разных уровнях (органов, тканей, клеток) позволили В. К. Василевской высказать мнение, с которым мы согласны, что диархность в семействе маревых является не примитивным, а вторичным признаком.

Описанные типы развития проростков не являются специфичными для маревых. Е. А. Кондратьева-Мельвиль (1974) отмечала, что усиление деятельности меристемы почки у *Papaver somniferum* L. совпадает с ослаблением роста семядолей и гипокотиля и растение проходит ювенильную фазу в форме розетки. М. П. Баранов (1970), изучая проростки трех сортов *Vigna sinensis* Endl., писал, что семядоли при прорастании разрастаются мало, в них не развивается главная жилка и через 5—10 дней они опадают. Раннее развитие листьев автор связывает с прекращением роста семядолей, их быстрым истощением и опаданием. Вероятно, здесь наблюдается обратная зависимость, так как прокамбиальные пучки листовых примордиев закладываются уже в зародыше. Следовательно, проростки *Vigna sinensis* можно отнести к фолиарному типу.

Фолиарный тип развития проростков является наиболее распространенным в семействе маревых, так как дает растениям значительные преимущества: независимость от наличия повреждения в семядолях, обеспеченность фотосинтезирующими органами, быстрое формирование первичной проводящей системы.

У проростков котиледонарного типа развития высокая специализация строения семядолей, имеющих такую же центрическую, кранцевую структуру, как и у последующих листьев, привела к замедлению органогенеза почки и большей зависимости жизни растений в этой фазе от состояния семядолей.

Таким образом, проростки древнего фолиарного типа развития являются более адаптированными, чем проростки относительно молодого специализированного котиледонарного типа. Ранняя и высокая специали-

зация строения первых листовых органов проростков котиледонарного типа хотя и является прогрессивным признаком, но на первых этапах онтогенеза не дает существенных преимуществ проросткам. Их выживаемость обеспечивается быстрым ростом корня, а процветание видов — адаптацией на более поздних этапах онтогенеза. Фолиарный тип развития проростков преобладает у древних родов и исходных видов *Salsola*, но встречается и у некоторых молодых групп видов. Следовательно, путь развития не во всех случаях обнаруживает прямую корреляцию с возрастом таксона. Это еще раз подтверждает сложность процесса адаптации и коррелятивных явлений у растений, а также важность изучения истории формирования видов для понимания адаптивных процессов, что неоднократно подчеркивала В. К. Василевская (1965а, б).

Развитие первичной проводящей системы у проростков видов, принадлежащих к разным жизненным формам, в пределах описанных типов сходно, но у однолетников идет быстрее, чем у кустарников и полукустарников.

Листья большинства маревых имеют кранцевую структуру, связанную с наличием специализированной хлорофиллоносной обкладки проводящих пучков и типом фотосинтеза C_4 (Haberland, 1904: Welkie, Caldwell, 1970; Карпилов, 1970; Бутник, 1970, 1976, 1977а; Osmond, 1974; Магомедов, 1974; Гедемов, 1974; Carolin et al., 1975; Вознесенская, 1976). Из 45 зародышей преимущественно пустынных видов маревых у 17 видов (38%) семядоли имели кранцевую структуру и у 28 видов (62%) — некранцевую, тогда как в листьях этих видов кранцевая структура отмечена у 40 видов (89%) и некранцевая — у 5 видов (11%).

Следовательно, у многих видов маревых в ювенильной фазе происходит изменение типа фотосинтеза C_3, осуществляемого некранцевыми семядолями, на C_4 в листьях, имеющих кранцевое строение. У видов с кранцевыми семядолями и листьями перестройка типа фотосинтеза, видимо, не происходит.

В связи с тем, что в настоящее время еще очень мало фактического материала о дифференциации видов по типам фотосинтеза и по перестройке фотосинтеза в онтогенезе, этот вопрос требует расширения исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Баранов М. П. 1970. Строение зародышей и проростков трех сортов *Vigna sinensis* Endl. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1, 3.

Бочанцев В. П. 1969. Род *Salsola* (L.) (состав, история развития и расселения). Автореф. докт. дис. Л.

Бутник А. А. 1969. Строение зародышей маревых. Узб. биол. ж., 4. — 1970. Строение зародыша и формирование первичной проводящей системы проростков кейреука — *Salsola orientalis* S. G. Gmel. (сем. *Chenopodiaceae*). В кн.: Материалы по структурным и функциональным особенностям полезных дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент. — 1972. Формирование первичной проводящей системы проростков некоторых видов маревых. В кн.: Морфобиологические и структурные особенности кормовых растений Узбекистана, Ташкент. — 1974. Структурные типы семядолей маревых (*Chenopodiaceae*). В кн.: Морфобиологические особенности дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент. — 1976. Структура вегетативных органов некоторых однолетних видов рода *Salsola* (сем. *Chenopodiaceae*). В кн.: Биологические и морфологические особенности полезных растений Узбекистана. Ташкент. — 1977а. Об адаптивных признаках листьев маревых. В кн.: Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана. Ташкент. — 1977б. К морфогенезу маревых. В кн.: Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана. Ташкент.

Бутник А. А., Д. К. Саидов. 1971. Структурные особенности форм изеня в онтогенезе. Сб.: Изень — *Kochia prostrata* (L.) Schrad. Ташкент.

Василевская В. К. 1940. Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии. Уч. зап. ЛГУ, 14, 62. — 1959. Анатомическое строение зародыша и проростка некоторых травянистых растений. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1, 3. — 1961. Примитивные признаки анатомического строения проростков подсолнечника. Бот. ж., 46, 6. — 1965а. Особенности анатомического строения некоторых растений Центрального Казахстана. Тр. БИН, III, геоботаника, «Биология и экология растений целинных районов Казахстана». — 1965б. Структурные приспособления растений жарких и холодных пустынь Средней Азии и Казахстана. В кн.: Проблемы современной ботаники, II.

Васильченко И. Т. 1936. О значении морфологии прорастания семян для систематики растений и истории их происхождения. Тр. БИН, I, 3, Л. — 1941. Морфология прорастания представителей сем. маревых (*Chenopodiaceae*) в связи с их систематикой. Тр. БИН, I, Флора и систематика.
Вознесенская Е. В. 1976. Ультраструктура ассимилирующих органов некоторых видов сем. *Chenopodiaceae*. II, Бот. ж., 61, 11.
Гедемов Т. 1974. Исследование путей фиксации и метаболизма углекислоты при фотосинтезе у растений юго-восточных Каракумов. Автореф. канд. дис., Л.
Данилова М. Ф. 1963. О принципах строения проводящего аппарата проростков двудольных. Бот. ж., 48, 9.
Захарьянц И. Л., Л. Х. Наабер, С. Ф. Фазылова, Л. Н. Алексеева, Н. П. Ошанина. 1971. Газообмен и обмен веществ пустынных растений Кызылкума. Ташкент.
Карпилов Ю. С. 1970. Фотосинтез ксерофитов (эволюционные аспекты). Тр. Молдавск. инст. орошаемого земледелия и овощеводства. Кишинев.
Кондратьева-Мельвиль Е. А. 1969. Закономерности развития структуры проростков двудольных. Тр. ЛОЕ, 71, 3. — 1974. Морфолого-анатомическое строение *Papaver somniferum* L. в онтогенезе. Бот. ж., 59, 10.
Конычева В. И., Р. У. Кадырова. 1978. Эмбриологические особенности некоторых представителей сем. *Chenopodiaceae*. Тез. VII Всесоюзн. симпозиума по эмбриологии раст., 2. Киев.
Магомедов И. М. 1974. Фотосинтез и метаболизм углерода у растений с циклом дикарбоновых кислот. Бот. ж., 59, 1.
Нигманова Р. Н., С. А. Пайзиева. 1974. Строение проростков и формирование первичной проводящей системы видов рода *Aellenia* Ulbr. В кн.: Морфобиологические особенности дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент.
Рожановский С. Ю. 1974. Особенности формирования всасывающей зоны корней у изеня. В кн.: Морфобиологические особенности дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент.
Шилкина И. А. 1953. Анатомические особенности сем. *Chenopodiaceae*. Бот. ж., 38, 4.
Bisalputra T. 1961. Anatomical and morphological studies in the *Chenopodiaceae*. Austr. J. Bot., 9, 1. — 1962. Anatomical and morphological studies in *Chenopodiaceae*. III. The primary vascular system and nodal anatomy. Austr. J. Bot., 10, 1.
Bisalputra T., K. Esau. 1964. Polarized light study of phloem differentiation in embryo of *Chenopodium album*. Bot. gaz., 125, 1.
Carolin R. C., S. W. Jacobs, M. Vesk. 1975. Leaf structure in *Chenopodiaceae*. Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. und Pflazengeograf., 95, 2.
Esau K. 1954. Primary vascular differentiation in plants. Biol. Rev. of the Cambr. Philosoph. soc., 29, 1.
Haberland J. 1904. Physiologische Pflanzenanatomie, 3.
Fahn A., T. Arzee. 1959. Vascularization of articulated *Chenopodiaceae* and the nature of their of fleshy cortex. Amer. J. Bot., 46, 5.
Fron M. G. 1899. Recherches antomiques sur la racine la tige des Chenopodiacees. Ann. sci. natur. Bot., IX.
Osmond C. B. 1974. Leaf anatomy of Australian salbushes in relation to photosynthetic pathway. Austral. J. Bot., 22.
Walter V., W. V. Brown. 1975. Variation in anatomy associations and origins Kranz-tissue. Amer. J. Bot., 62, 4.
Welkie G. W., M. Caldwell. 1970. Leaf anatomy of species in some dicotyledon families as related to the C_3 and C_4 pathway of carbon fixation. Canad. J. Bot., 48.

Институт ботаники АН УзССР,
Ташкент.

Поступило 5 X 1978.

SUMMARY

On the basis of a complex of morphological and anatomical characters two types of development of seedlings of *Chenopodiaceae* have been distinguished: the foliar and the cotyledonous ones. In seedlings of foliar type cotyledons are small, lamellar, early dying off, the gemmuls are polynomous, the leaf traces dominate in axes, the differentiation of primary vascular system is completed on 5th-7th day after germination. Rapid organogenesis of leaves and axillar buds is accompanied by inhibition of growth of internods, and the plants in the juvenile phase have the rosette form of growth. In seedlings of cotyledonous type the cotyledons are large, often centrical, preserving on the plant for a long time. In the axis cotyledonous traces dominate; the differentiation of vascular system is completed on 10th-15th day. The juvenile phase is not of rosette type. In the family *Chenopodiaceae* the foliar type of development is more widely spread, more ancient and better adapted to arid conditions.

УДК 005 : 633.2.03 (282.4) (282.247.11)

С. Г. Самбук

МАТЕРИАЛЫ ПО КЛАССИФИКАЦИИ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ БАССЕЙНА ВЕРХНЕЙ ПЕЧОРЫ

S. G. SAMBUK. MATERIALS ON CLASSIFICATION OF INUNDATION VALLEY MEADOWS IN THE UPPER PECHORA RIVER BASIN

На основании использования информации, которую несут виды, отсутствующие в сообществе, построена классификация пойменных лугов бассейна верхней Печоры. Нулевые оценки обилия заменены мерами положительного и отрицательного покрытия, получаемыми по сопряженности с видами сообщества и их обилию, что позволяет более правильно представить взаимоотношения между сообществами. Проведено сравнение с методом, основанном на вычислении традиционных евклидовых расстояний. Дана характеристика 12 выделенным ассоциациям луговой растительности.

По происхождению принято различать (Шенников, 1935, 1938, 1941) природные (естественные) луга и синантропные, обязанные своим существованием человеку. От синантропных лугов следует отличать антропогенные варианты природных лугов. Естественные луга, сформировавшиеся на свободных субстратах при непосредственном зарастании их луговыми растениями, рассматриваются как первичные, а возникшие на месте нелуговой растительности без влияния человека — как вторичные. Синантропные луга также могут быть первичными и вторичными. Первичные формируются и существуют на новых почвах в таких условиях, когда без влияния человека здесь могла бы развиваться нелуговая растительность. Вторичные существуют на месте уничтоженной человеком нелуговой растительности.

Если луга в пойме нижнего и среднего течения Печоры изучены достаточно подробно (Самбук, 1927, 1930, 1931а, б, 1934; Цинзерлинг, 1935; Хантимер, 1959), то в бассейне верхней Печоры, по берегам глухих таежных речек сохранились неизученные природные луговые фитоценозы, представляющие несомненный геоботанический интерес. Объектом исследований были выбраны долины рек Шайтановки и Большой Ляги, расположенные в малонаселенных и труднодоступных участках Печоро-Илычского государственного заповедника (Коми АССР). В работе А. А. Корчагина (1940) растительность пойм данных рек не рассматривается, а наблюдения, проведенные Верхне-Печорской экспедицией Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, подтвердили предположение о существовании естественных луговых сообществ в долинах рек Шайтановки и Большой Ляги. Река Шайтановка — правый приток Печоры — берет начало в водораздельных болотах предгорного увалистого района (Варсанофьева, 1940) и через 50 км, у кордона Шайтановка, впадает в Печору. Истоки большой Ляги — левого притока Илыча — теряются в отрогах западной цепи Уральских гор. Река имеет протяженность 60 км и впадает в Илыч у кордона Ляга. Обе речки характеризуются быстрым течением, каменистым руслом, обилием порогов и мелей. Уровень воды колеблется в зависимости от количества дождей за сезон при средней глубине около 1 м.

Изучение луговой растительности по берегам рек в предгорьях Северного Урала представляет определенную трудность из-за неразвитости речных пойм. Часто русло бывает зажато в каменистых ущельях или к самому урезу воды подступает тайга. Прерывистая полоса травянистой растительности редко превышает в ширину 5—10 м. Такие луга местные жители называют «ластами». Они формируются на молодых галечно-песчаных и иловато-каменистых аллювиях, обильно увлажненных проточными водами. Полидоминантный растительный покров характеризуется сочетанием луговых (*Alopecurus pratensis*, *Calamagrostis purpurea*, *Archangelica officunalis*, *Veratrum lobelianum*, *Heracleum sibiricum*) и лесных (*Geranium sylvaticum*, *Angelica, sylvestris*, *Aconitum excelsum*, *Cirsium heterophyllum*) видов, маловыраженным расчленением на ярусы и разной степенью нарушенности в результате хозяйственной деятельности человека. Фитоценозы, встреченные в верховьях обследуемых рек, образовались и развиваются без всякого воздействия человека. Это первичные естественные луга, представляющие собой различные стадии зарастания свободной поверхности, образовавшейся в результате деятельности реки. Основу травостоя могут составлять осоки (*Carex aquatilis*, *C. caespitosa*, *C. juncella* ssp. *wiluıca*), злаки (*Agrostis gigantea*, *Calamagrostis purpurea*, *Alopecurus pratensis*, *Phalaroides arundinacea*, *Deschampsia caespitosa*) или разнотравье (*Filipendula ulmaria*, *Aconitum excelsum*, *Sanguisorba officinalis*, *Angelica sylvestris*) в зависимости от условий конкретного местообитания.

По мере продвижения от истоков к устью степень воздействия человека на луговые сообщества возрастает. Луга, расположенные в среднем течении обследуемых рек, время от времени выкашиваются, но так как сенокошение носит нерегулярный характер, то эти луга мало изменились и почти не отличаются от естественных — это антропогенные варианты природных лугов. Такие луга занимают обширные участки поймы не только по берегам Шайтановки и Большой Ляги, но встречаются по всей верхней Печоре, Илычу и их притокам.

В низовьях рек Шайтановки и Большой Ляги, поблизости от кордонов заповедника, луга ежегодно выкашиваются и испытывают влияние выпаса. Здесь на месте естественных сформировались фитоценозы, которые значительно отличаются от природных не только приуроченностью к поселениям человека, но и фитоценотически — это синантропные луга. Длиннокорневищные злаки (*Phalaroides arundinacea*, *Bromopsis inermis*, *Elymus mutabilis*) и крупнотравье (*Heracleum sibiricum*, *Anthrishcus sylvestris*, *Angelica sylvestris*, *Aconitum excelsum*) уступают место видам, лучше переносящим выкашивание и выпас (*Poa remota*, *Agrostis canina*, *Deschampsia caespitosa*, *Achillea millefolium*, *Trifolium pratense*, *Galium mollugo*, *Taraxacum officinale*). Если высота травостоя естественных ценозов около 1.5—2 м, то на лугах, испытывающих регулярное хозяйственное воздействие, она редко превышает 1 м. Сообщества синантропных лугов, как правило, менее сомкнуты, чем естественных.

Все пойменные луга бассейна верхней Печоры относятся к первичным. Вторичные естественные луга, неоднократно описанные в среднем и нижнем течении Печоры (Самбук, 1930, 1934), в районе исследований не встречены. Объясняется это отсутствием в долинах обследуемых рек значительных ровных пространств заливаемой поймы, необходимых для формирования густых чистых насаждений *Salix viminalis*, на месте которых образуются вторичные естественные луга (Самбук, 1930). Вторичные синантропные луга также отсутствуют в данном районе, во-первых, по вышеуказанной причине, во-вторых, любые рубки пойменных лесов и кустарников, которые могли бы привести к образованию вторичных синантропных лугов, в связи с режимом заповедности запрещены.

В ходе исследований пойменных лугов по берегам рек Шайтановки и Большой Ляги было заложено и описано 65 пробных площадей размерами 5×5 м. Покрытие видов кустарникового, травяного и мохового ярусов учитывалось по следующей шкале: 0,+ (условно 0.5), 1, 2, 3, 5, 8, 10, 15, 20, 25, 30 и дальше через 10% на 20 площадках размерами

0.5×1 м, располагавшихся через случайные интервалы в пределах пробной площади. Для первичной систематизации материала было вычислено среднее проективное покрытие каждого вида на пробной площади и описания сгруппированы в соответствии с совпадением наиболее обильных видов. Таким образом, мы разбили 65 описаний на 17 первичных групп.

Выделение растительных ассоциаций было проведено на основании вычисления расстояний между описаниями в многомерном пространстве (Василевич, 1969). При этом обилие видов, отсутствующих на данной пробной площади, мы не приравнивали к нулю, а оценивали, основываясь на том, что если отсутствующий вид обычно встречается вместе с остальными видами сообщества, то степень его отсутствия мала по сравнению со степенью отсутствия тех видов, которые редко встречаются вместе с видами сообщества (Swan, 1970). Для количественной оценки связи между видами был использован коэффициент сопряженности Коула (Cole, 1949).

Переход от коэффициентов сопряженности к мерам обилия, характеризующим виды, не встреченные на пробной площади, мы предлагаем осуществлять по следующей формуле

$$S_a=\frac{\sum_{i=1}^{n} S_i C_{ai}}{n}=\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n} S_i C_{ai}, \quad (1)$$

S_a — проективное покрытие отсутствующего вида; S_i — проективное покрытие i-го вида; C_{ai} — коэффициент сопряженности i-го вида с видом a; n — число видов, встреченных на пробной площади.

При составлении соотношения (1) мы руководствовались предположением, что количественные показатели для незарегистрированных видов следует вычислять на основе использования информации об обилии видов рассматриваемого сообщества и данных о закономерности совместной встречаемости (сопряженности) видов по всей совокупности описаний.

Если отсутствующий вид положительно сопряжен с большинством видов рассматриваемого ценоза, т. е. обладает сходными экологическими характеристиками и встречается с ними в других сообществах данной выборки, то числитель в соотношении (1) будет иметь знак плюс и отсутствующий вид получит то или иное положительное значение покрытия, а это означает, что условия местообитания подходят для развития особей данного вида, что причины его отсутствия случайны и что при благоприятных обстоятельствах он может войти в состав рассматриваемого ценоза. Отрицательная оценка покрытия, полученная в том случае, когда отсутствующий вид отрицательно сопряжен с большинством видов рассматриваемого ценоза, характеризует степень несоответствия отсутствующего вида эколого-фитоценотическим условиям данного сообщества. Приведем несколько примеров. В описании № 20 (щучково-таволговый луг) *Calamagrostis purpurea* отсутствует и имеет следующие значения коэффициента сопряженности с присутствующими видами (табл. 1). По формуле (1) для

ТАБЛИЦА 1

Значения сопряженностей (коэффициенты Коула) видов щучково-таволгового луга с *Calamagrostis purpurea*

Вид	Покрытие	Коэффициент Коула	Вид	Покрытие	Коэффициент Коула
Phleum pratense	1.0	−0.26	*Filipendula ulmaria*	31.0	+0.26
Alopecurus pratensis	0.6	+0.51	*Alchemilla murbeckiana*	1.4	−0.44
Agrostis tenuis	0.8	−0.55	*Vicia cracca*	1.3	−0.07
Deschampsia caespitosa	17.0	+0.20	*Hypericum quadrangulum*	2.8	−0.19
Bromopsis inermis	2.2	+0.66	*Galium mollugo*	11.1	−0.61
Thalictrum simplex	1.5	+0.32	*Achillea millefolium*	1.8	−0.44
Phalaroides arundinacea	2.0	+0.58	*Veratrum lobelianum*	3.6	+0.39

Calamagrostis purpurea получили значение покрытия, равное +0.6. Следовательно, условия местообитания подходят для этого вида и он отсутствует из-за того, что не было заноса зачатков, или из-за отмирания в результате климатических аномалий или размножения вредителей (Работнов, 1960), или вследствие пространственного исключения — занятости площади фитоценоза особями других видов. Виды *Nardosmia laevigata* и *Equisetum arvense* также отсутствуют на щучково-таволговом лугу, но получили отрицательные значения покрытия —2.1 и —0.3 соответственно, что говорит о разной степени их экологической несовместимости с большинством остальных видов сообщества.

Таким образом, были вычислены оценки покрытия для 50 видов, встретившихся более чем на 10 пробных площадях по всем 65 описаниям, и мы получили возможность использовать информацию о фитоценозах, замаскированную нулевыми оценками обилия отсутствующих видов, для выделения растительных ассоциаций. Проанализировав пробные площади, входящие в состав первичной группы, можно выделить абстрактный центр данной группы в многомерном евклидовом пространстве, осями которого служат покрытия видов. Центр группы представляет собой точку в многомерном пространстве, координаты которой равны средним арифметическим соответствующих координат всех объектов данной группы (Василевич, 1971). Такой центр характеризует положение всей группы в многомерном пространстве. Вычислив расстояние от каждого описания до центра группы, определив средние квадратичные отклонения от центров для всех групп и убедившись, что расстояние от каждого описания до центра соответствующей группы не превышает двух квадратичных отклонений (при 95% уровне значимости), считаем, что правильно отнесли фитоценозы к каждой из выделенных групп. Для того чтобы определить, что разделение описаний на 17 групп статистически достоверно, можно использовать критерий t Стьюдента (Василевич, 1967). Если полученные значения превышают табличные, значит между рассматриваемым группами существуют достоверные различия.

ТАБЛИЦА 2

Различия между выделенными группами (t — вычисленные и t_{st} — табличные значения критерия Стьюдента)

№ группы	t	t_{st}
6—8	2.10	2.36
8—9	2.17	2.36
9—6	2.09	2.45
11—12	2.21	2.36
14—15	1.15	2.36
16—17	1.43	2.57

Вычисления показывают (табл. 2), что между группами 6, 8 и 9; 11 и 12; 14 и 15; 16 и 17 нет достоверных различий, поэтому мы их объединили, и число первичных групп сократилось до 12. Анализ внутренней структуры выделенных групп проводился путем построения графа различий между описаниями каждой группы (Василевич, 1969). Выбирали произвольный уровень различия, но все же такой, чтобы значений различия этого уровня было достаточно для выявления неоднородности группы. Соединяли линией те описания, различия между которыми ниже этого порогового уровня, и получали граф. Для группы № 5 (вейниково-таволговые луга) этот граф представлен на рис. 1.

Из рисунка видно, что описания распались на две группы: 1) описания №№ 14, 16, 17; 2) описания №№ 15, 20, 21, 22, 23; описания №№ 18, 19, 24 и 25 занимают промежуточное положение. Мы вычислили центры для этих групп и по правилу треугольника (Василевич, 1971) определили, что описание 24 лежит ближе к центру первой, а описания 18, 19, 25 — к центру второй группы, поэтому границу между группами провели, как показано на рисунке (рис. 1). После пересчета центров оказалось, что достоверных различий между подгруппами 1 и 2 нет (t_{st}=1.83), поэтому дальнейшее дробление группы вейниково-таволговые луга было бы ошибочным. Аналогичные результаты были получены для остальных 11 групп описаний. Таким образом, мы выделили 12 достаточно гомогенных и

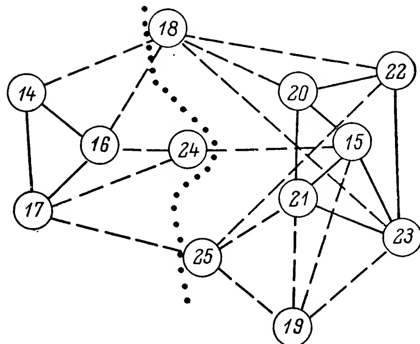


Рис. 1. Граф различий между описаниями группы № 5 (вейниково-таволговые луга).

Числа в кружках — номера описаний. *Сплошной линией* соединены описания, имеющие различия не более 8 единиц; *прерывистой* — 10 единиц; *точками* проведена граница между подгруппами.

достоверно отличающихся друг от друга описаний луговой растительности, которые, согласно В. И. Василевичу (1966), можно рассматривать как растительные ассоциации.

Ниже дана краткая характеристика выделенных ассоциаций.

Естественные луга

1) Водноосоковые луга. Луговые фитоценозы с доминированием *Carex aquatilis* описаны в верхнем течении р. Шайтановки в прирусловой зоне поймы на крупногалечном грунте (рис. 2). В водноосоковых сообществах формируются три яруса, причем второй выражен не всегда достаточно четко. Первый ярус (высота 60—80 см, покрытие 70%) слагают — *Carex aquatilis* (покрытие 40%), *C. atherodes* (7%), *C. caespitosa* (7%), *C. juncella* ssp. *wiluica* (6%), *Poa palustris*, *Agrostis gigantea*. Второй ярус высотой 20 см формируют *Stellaria media*, *Parnassia palustris*, *Galium boreale*, *Alchemilla murbeckiana*, *Nardosmia laevigata*. В третьем ярусе следует отметить *Selaginella selaginoides* (покрытие до 5%). Встречены мхи родов *Mnium* и *Drepanocladus*. Ценозы с преобладанием осок (*Carex aquatilis*, *C. acuta*, *C. caespitosa*) довольно часто встречаются по берегам водоемов в районе исследований. И. С. Хантимер (1959) приводит сходные сообщества для среднего течения Печоры (совхоз «Новый Бор»).

2) Белополевицевые луга. Сообщества данной ассоциации описаны в верховьях Шайтановки на пойменных островах. Эти местообитания обильно увлажнены проточными водами и заливаются при повышении уровня реки во время дождей (рис. 3). Почвы молодые галечно-песчаные. Ярусность в белополевицевых фитоценозах не выражена. В травостое (высота 120—130 см, покрытие 60%) повсеместно доминирует *Agrostis gigantea* (покрытие 50%), участвует *Poa palustris* (6%), отмечена примесь таких видов, как *Carex atherodes*, *C. aquatilis*, *C. caespitosa*, *Phalaroides arundinacea*, *Calamagrostis purpurea* и др. Единично присутствует *Chrysosplenium alternifolium*. В моховом ярусе отмечена *Marschantia polimorpha*. Данная ассоциация приводится в литературе для всего бассейна Печоры (Говорухин, 1929; Самбук, 1930; Корчагин, 1940; Хантимер. 1959).

3) Манжетково-борцово-кровохлебковые луга. Ценозы данной ассоциации были встречены в верхнем течении Шайтановки, где занимают полосу берега шириной в 5—10 м на довольно большом протяжении (рис. 3). Эта часть поймы затопляется водами реки не только весной, но и во время обильных дождей в конце лета и осенью. Почва под такими группировками еще малосформированная. Основу субстрата составляют песок и мелкая галька. Для травостоя характерны пестрота состава, смесь лесных и луговых видов, незначительные сомкнутость (0.4—0.5) и высота (30—60 см). Ярусность не выражена. Наиболее характерными являются следующие виды: *Sanguisorba officinalis* (покрытие 10%), *Alchemilla murbeckiana* (9%), *Acontium excelsum* (9%), *Filipendula ulmaria* (5%), *Vicia cracca*, *Angelica sylvestris*, *Solidago virgaurea*, *Nardosmia laevigata*, *Senecio octoglossus*, *Taraxacum officinale*, *Geranium sylvaticum*, *Veratrum lobelianum*, *Equisetum arvense*, *Trollius europaeus*, *Anthriscus syl-*

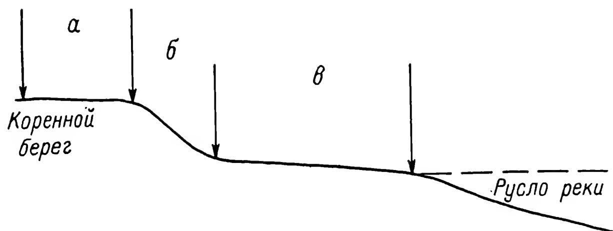


Рис. 2. Профиль через долину р. Шайтановки.

а — ельник разнотравно-борцовый, *б* — ассоциация дудниково-борцово-таволговая, *в* — водно-осоковые сообщества.

vestris. Мхи не отмечены. В бассейне верхней Печоры ассоциация описывается впервые.

4) Д у д н и к о в о - б о р ц о в о - т а в о л г о в ы е луга. Сообщества данной ассоциации описаны в верховьях р. Шайтановки в повышенной части поймы на суглинистой почве, изобилующей выходами грунтовых вод (рис. 2). Вплотную к лугу подступает елово-пихтовый лес с преобладанием в травяно-кустарничковом покрове *Aconitum excelsum*. Ярусность в дудниково-борцово-таволговых ценозах не выражена. Сомкнутость травостоя 0.5—0.6; высота около 1 м. Характерен следующий набор видов: *Filipendula ulmaria* (покрытие 36%), *Aconitum excelsum* (10%), *Angelica sylvestris* (4%), *Anthriscus sylvestris*, *Senecioo octoglossus*, *Polygonum bistorta*, *Heracleum sibiricum*, *Veronica longifolia*, *Phalaroides arundinacea*, *Alopecurus pratensis*, *Stellaria bungeana*, *Thalictrum simplex*, *Sedum purpureum*, *Melandrium album*, *Delphinium elatum*, *Dactilorhiza fuchsii* и др. Отмечены отдельные экземпляры *Rosa acicularis*, *Ribes nigrum* и *Daphne mezereum*. Мхи отсутствуют. В бассейне верхней Печоры ассоциация описана впервые.

5) В е й н и к о в о - т а в о л г о в ы е л у г а. Ценозы данной ассоциации широко распространены не только в районе исследований, но и во всем бассейне Печоры. Встречаются как на среднем, так и на низком уровне поймы, на островах, развиваются под пологом древовидных ив и на границе с пойменными лесами, характеризуются широкой экологической амплитудой.

В травостое можно выделить два яруса: первый (высота 100—130 см, покрытие 0.8—0.9) формируют *Filipendula ulmaria* (покрытие 30%) и *Calamagrostis purpurea* (26%) с участием *Aconitum excelsum*, *Archangelica officinale*, *Angelica sylvestris*, *Anthriscus sylvestris*, *Veratrum lobelianum*, *Heracleum sibiricum*, *Milium effusum*, *Delphinium elatum* и др. Второй ярус высотой 60—70 см сложен из *Veronica longifolia*, *Urtica dioica*, *Thalictrum simplex*, *Chamaenerion angustifolium*, *Geum rivale*, *Carex nigra* и др. При увеличении количества влаги в травостое возрастает примесь длиннокорневищных гигромезофитов, таких как *Phalaroides arundinacea*, но их участие редко превышает 5%. В напочвенном покрове единично присутствует *Selaginella selaginoides*. Мхи не отмечены.

6) Л и с о х в о с т н о - д в у к и с т о ч н и к о в ы е л у г а. Ценозы данной ассоциации описаны на луговом массиве площадью около 2 га в 40 км вверх по течению от устья Большой Ляги. В этом месте река

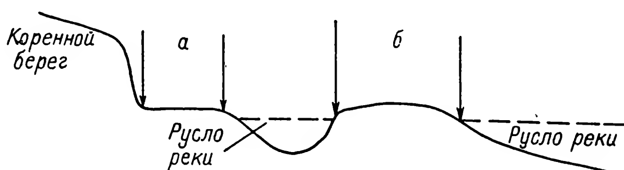


Рис. 3. Профиль через долину р. Шайтановки.

а — манжетково-борцово-кровохлебковая, *б* — белополевицевая ассоциации.

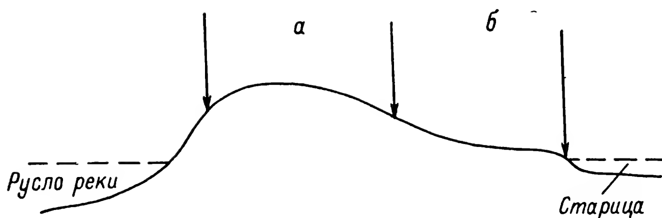


Рис. 4. Профиль через долину р. Большой Ляги.

изменила направление течения, в результате чего образовался довольно крупный остров, в настоящее время покрытый травянистой растительностью (рис. 4). По берегу старицы в травостое преобладает *Alopecurus pratensis*, который по мере приближения к возвышенной части острова уступает место *Phalaroides arundinacea*. Почвы на острове иловато-песчаные, местами задерненные. Травостой одноярусный; покрытие 0.8—0.9; высота 120—140 см. С большим постоянством доминируют *Alopecurus pratensis* (покрытие 30%) и *Phalaroides arundinacea* (40%). Характерен следующий видовой состав: *Calamagrostis purpurea* (10%), *Filipendula ulmaria* (8%), *Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis*, *Deschampsia caespitosa*, *Thalictrum simplex*, *Urtica dioica*, *Galium boreale* и др. Мхи не встречены. Луга с доминированием *Alopecurus pratensis* и *Phalaroides arundinacea* широко распространены в Печорском крае (Самбук, 1930, 1934; Корчагин, 1940; Хантимер, 1959).

7) В е й н и к о в о - щ у ч к о в ы е   л у г а. Данная ассоциация описана в верховьях Большой Ляги на пойменных островах, лишенных древесной растительности. Щучковые сообщества приурочены к наиболее повышенным участкам островов, которые частично вышли из зоны заливания во время половодья (рис. 4). Почвы находятся на одной из последних стадий дернового процесса — покрыты кочками плотнокустового злака *Deschampsia caespitosa* (высота кочек 30, диаметр 20 см). Высота травостоя 130—140 см; сомкнутость 0.7—0.8. Ярусность не выражена. Повсеместно доминирует *Deschampsia caespitosa* (покрытие 50%), отмечено присутствие следующих видов: *Calamagrostis purpurea* (3%), *Phalarodes arundinacea*, *Alopecurus pratensis*, *Bromopsis inermis*, *Carex atherodes*, *Filipendula ulmaria*, *Thalictrum simplex*, *Sedum purpureum* и др. Моховой покров полностью отсутствует.

Подтверждение существования естественных щучковых лугов в бассейне верхней Печоры заслуживает особого внимания. Если В. С. Говорухин (1955) рассматривает безлесные кочковатые щучковые луга, встреченные на верхней Печоре, как самородные, и Ф. В. Самбук (1930) относит крупнозлаково-разнотравные луга со щучкой дернистой к числу естественных, то И. С. Хантимер (1959) высказывает сомнение в том, насколько эти луга являются коренными местообитаниями щучки дернистой, возникшими независимо от ее широкого распространения на вторичных (синантропных) лугах. Поскольку в достаточно удаленном от человеческого жилья (40 км) и труднодоступном районе верхнего течения Большой Ляги антропогенное влияние на формирование почти чистых щучковых ценозов полностью исключается, мы считаем, что мнение о естественности (самородности) подобных лугов полностью подтвердилось.

Антропогенные варианты природных лугов

8) Л и с о х в о с т н о - э л и м у с о в ы е   л у г а. Сообщества данной ассоциации описаны в среднем течении р. Шайтановки на пойменных островах, выкашивание которых производится только в наиболее дождливые годы, когда уровень воды в реке позволяет подняться вверх по течению до этих мест (20 км).

Общая площадь лисохвостно-элимусовых лугов около 2 га. Они формируются на иловато-песчаных, слабозадерненных, влажных почвах. Сомкнутость трехъярусного травостоя 0.7—0.8. Первый ярус сложен преимущественно длинно- и короткокорневищными злаками, достигающими высоты 100—130 см: *Elymus mutabilis* (покрытие 18%), *Alopecurus pratensis* (6%), *Elymus fibrosus*, *Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis*, *Poa palustris*, *Calamagrostis purpurea* и плотнокустовым *Deschampsia caespitosa*. Второй ярус (высота 40—50 см) слагают травянистые мезофиты: *Stellaria bungeana*, *Thalictrum simplex*, *Veronica longifolia*, *Crepis sibirica*, *Melandrium album* и др. Третий ярус (высота 10—30 см) сформирован из *Alchemilla murbeckiana*, *Taraxacum officinalis*, *Parnassia palustris*, *Stellaria media*, *Equisetum pratense* и др. Мхи не отмечены. Элимусовые луга описывались в среднем течении Печоры (Хантимер, 1959). В районе исследований данная ассоциация встречена впервые.

9) Вейниковые луга. Сообщества данной ассоциации описаны в среднем течении Шайтановки на низких и средних уровнях поймы с дерново-глеевой почвой. Высота травостоя 150 см; покрытие 0.8. Ярусность не выражена. С большим постоянством доминирует *Calamagrostis purpurea* (покрытие 63%). Отмечено присутствие следующих видов: *Filipendula ulmaria* (8%), *Phalaroides arundinacea*, *Poa palustris*, *Agrostis gigantea*, *Alopecurus pratensis*, *Bromopsis inermis*, *Carex atherodes*, *C. caespitosa*, *Ranunculus repens*, *Veronica longifolia*, *Geum rivale*, *Equisetum arvense*, *Urtica dioica*, *Veratrum lobelianum*, *Myosotis palustris* и др. Мхи не встречены. Вейниковые луга выкашиваются раз в 4—5 лет, когда возникает необходимость в дополнительном корме для скота. В бассейне Печоры фитоценозы данного типа распространены очень широко (Корчагин, 1940; Хантимер, 1959).

Синантропные луга

10) Тысячелистниково-щучковые луга. Сообщества данной ассоциации описаны в низовьях рек Шайтановки и Большой Ляги, где занимают почти всю ширину поймы, сменяясь у уреза воды группировками с доминированием *Carex aquatilis*, а у границы леса — зарослями с преобладанием *Filipendula ulmaria*, *Angelica sylvestris*, *Aconitum excelsum*, *Delphinium elatum* (рис. 5). Наклон в сторону реки выражен не очень явно, увлажнение грунтовыми водами умеренное. Почвы на таких лугах глееватые и глеевые, находятся на разных стадиях дернового процесса. Травостой трехъярусный; сомкнутость 0.6—0.7. В первом ярусе (высота 90—100 см) господствует *Deschampsia caespitosa* (покрытие 36%), встречаются *Elymus caninus*, *Anthriscus sylvestris* и др. Во втором ярусе (высота 50—70 см) примерно в равных соотношениях (покрытие около 2%) отмечены *Phleum pratense*, *Agrostis canina*, *A. tenuis*; реже встречаются *Thalictrum simplex*, *Geranium sylvaticum*, *Hypercum quadrangulum*. В третьем ярусе (высота 15—25 см) преобладает *Achillea millefolium* (покрытие 9%), встречается *Potentilla anserina* (4%), отмечены *Trifolium pratense*, *T. repens*, *Veronica chamaedrys* и др. Мхи не встречены. Щучковые луга широко распространены по всей Печоре (Самбук, 1934; Хантимер, 1959).

11) Клеверно-обыкновеннополевицевые луга. Фитоценозы, относящиеся к данной ассоциации, описаны в нижнем течении Шайтановки. Приурочены к средним и средневысоким уровням поймы, где занимают значительные площади (рис. 5). Почвы их дерновые, супесчаные и суглинистые, иногда с признаками оподзоливания (дерново-подзолистые), хорошо дренированные и достаточно богатые. Травостои обыкновеннополевичников невысокие (60—70 см), большей частью не вполне сомкнутые (0.8). Можно выделить два яруса. В первом ярусе преобладает низовой рыхлокустовой злак *Agrostis tenuis* (покрытие 17%), встречаются следующие виды: *Phleum pratense*, *Agrostis canina*, *Poa remota*, *P. pratensis*, *Deschampsia caespitosa* и др. Второй ярус — низкий, малосомкнутый, сложен из *Trifolium pratense*, *T. hibridum*, *T. repens*, *Alchemilla* sp., *Achillea millefolium*, *Lathyrus pratensis* и др. Мхи отсутствуют.

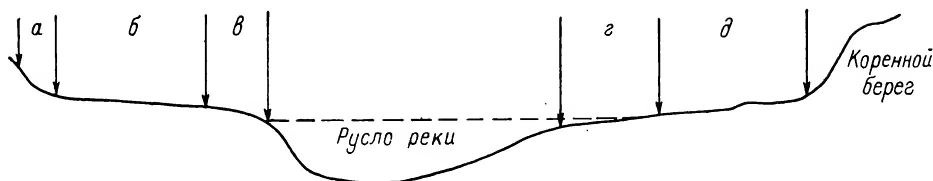


Рис. 5. Профиль через долину р. Шайтановки.

а — крупнотравье на границе леса, *б* — ассоциация тысячелистниково-щучковая, *в* — водноосоковые сообщества, *г* — заросли *Nardosmia laevigata*, *д* — клеверно-обыкновеннополевицевая ассоциация.

Клеверно-обыкновеннополевицевые луга довольно широко распространены в бассейне верхней Печоры, где систематически используются как сенокосные угодья. В литературе сходные ассоциации указывают для среднего течения Печоры (Хантимер, 1959).

12) Зверобойно-погремковые луга. Сообщества данной ассоциации встречены в нижнем и среднем течении Шайтановки на легкосуглинистых умеренно богатых почвах, приуроченных к средним и высоким уровням поймы. Травостой очень пестрый, с небольшим участием злаков. Ярусность не выражена. Средняя высота травостоя 40—60 см, сомкнутость 0.9.

Для зверобойно-погремковых лугов характерен следующий видовой состав: *Rhynanthus major* (покрытие 16%), *Hypericum quadrangulum*, (12%), *Lathyrus pratensis* (9%), *Filipendula ulmaria* (5%), *Veratrum lobelianum*, *Alchemilla murbeckiana*, *Stellaria bungeana*, *S. holostea*, *Cirsium heterophyllum*, *Vicia sylvatica*, *Galium boreale*, *Ranunculus borealis*, *Deschampsia caespitosa*, *Dactylis glomerata*, *Milium effusum*, *Trifolium repens*, *T. pratense*, *Carex nigra*, *C. atherodes* и др. Мхи не отмечены.

Участки поймы, на которых сейчас развиваются погремковые сообщества, использовались под разведение овощных культур около 25 лет назад; в настоящее время луга ежегодно выкашиваются. В бассейне верхней Печоры ассоциация описана впервые.

Сравнение расстояний между ассоциациями, выделенными обычным способом и с учетом отсутствующих видов, показало, что введение мер положительного и отрицательного проективного покрытия для отсутствующих видов значительно повлияло на расположение описаний и групп описаний в евклидовом пространстве. При анализе различий между описаниями внутри группы оказалось возможным объединить вейниково-двукисточниковые, лисохвостно-двукисточниковые и двукисточниковые луга в одну ассоциацию — лисохвостно-двукисточниковую. Рассматриваемые ценозы приурочены к сходным местообитаниям, характеризуются близким флористическим составом и строением. Примененная методика позволила выявить скрытые нулевыми оценками обилия количественные связи между сообществами и рассматривать их в пределах одной растительной ассоциации. Аналогичным образом были объединены в одну ассоциацию вейниково-щучковые и щучковые, щучково-вейниковые и вейниковые луга. Вторым закономерным и важным следствием рассматриваемого метода явилось увеличение абсолютных евклидовых расстояний между ассоциациями (табл. 3), что в условиях таксономического континуума (Василевич, 1962) луговой растительности позволило «растянуть» переходную зону между ассоциациями и получить более отграниченные группы описаний. Если близкие в экологическом ряду ассоциации, такие как водноосоковая и белополевицевая незначительно изменили взаиморасположение, то на примере водноосоковых и вейниковых сообществ ясно видно заметное увеличение различий между ассоциациями. К сожалению, данным методом трудно определить относительные расстояния между ассоциациями (Волкова, 1969; Василевич, Устюхина, 1976), что связано с невозможностью оценки максимального суммарного покрытия после учета отсутствующих видов, но практика показывает, что эта величина колеб-

ТАБЛИЦА 3

Расстояния между ассоциациями (в числителе — без учета отсутствующих видов, в знаменателе с отсутствующими видами)

№ ассоциации	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	17.3/23.0	18.5/24.6	18.0/25.7	20.1/29.6	22.2/31.9	28.6/50.5	25.9/46.4	24.1/40.7	30.4/59.0	28.6/52.4	30.9/59.2
2		17.0/26.3	16.5/25.2	17.7/26.2	18.6/30.8	25.9/44.6	20.6/39.0	22.7/38.4	32.0/61.8	29.7/54.5	33.6/64.9
3			16.8/22.4	19.8/25.5	20.9/29.3	24.0/47.4	23.6/47.0	20.9/41.0	30.2/54.8	28.6/55.7	30.6/54.9
4				18.1/27.3	19.7/26.4	23.4/40.1	19.9/45.6	27.1/46.4	30.7/58.1	27.9/60.8	32.0/56.5
5					19.9/29.7	19.6/34.8	23.4/45.0	18.6/31.5	30.6/52.6	29.3/58.1	28.7/60.2
6						25.8/36.0	19.4/26.3	19.7/30.0	29.4/56.8	29.0/54.6	30.6/58.1
7							23.0/40.6	20.9/42.4	24.6/60.4	37.1/53.5	30.9/55.5
8								19.3/27.9	24.6/49.1	27.7/60.3	25.9/57.0
9									26.3/44.0	27.1/53.4	27.9/60.7
10										25.8/37.6	30.4/43.6
11											25.7/43.1

Примечание. № ассоциации: 1 — водноосоковая, 2 — белополевицевая, 3 — манжетково-борцово-кровохлебковая, 4 — дудниково-борцово-таволговая, 5 — вейниково-таволговая, 6 — лисохвостно-двукисточниковая, 7 — вейниково-щучковая, 8 — тысячелистниково-щучковая, 9 — клеверно-обыкновеннополевицевая, 10 — зверобойно-погремковая, 11 — лисохвостно-элимусовая, 12 — вейниковая.

лется в допустимых пределах, принимая в некоторой степени условный характер покрытия, которое присваивается отсутствующим видам. К положительным свойствам метода следует отнести возможность учета видов третьей группы (Orloci, 1967), обилие которых близко или равно нулю на сравниваемых площадях, что позволяет получить более естественные конечные таксоны (Beals, 1973; Whittaker; Gauch, 1973). В ряде работ (Lambert, Dale, 1965; Austin, 1976а, б; Gauch, Whittaker, 1976; Kosonen, 1976) подчеркивается влияние нулевых оценок обилия на результаты ординации и классификации сообществ, а неразработанность общепринятого метода выражения степени отсутствия вида дает возможность рассматривать данное направление как достаточно перспективное.

Все возможности предлагаемой методики трудно проанализировать на примере выборки с ограниченной эколого-фитоценотической амплитудой. Более значимых результатов следует ожидать при рассмотрении совокупности, охватывающей несколько типов растительности, сообщества которой будут заметно отличаться по экологии слагающих видов.

ЛИТЕРАТУРА

Варсанофьева В. А. 1940. Геологическое строение территории Печоро-Илычского гос. заповедника. Тр. Печоро-Илычского запов., 1.

Василевич В. И. 1962. О количественной мере сходства между фитоценозами. Пробл. бот., 6. — 1966. Что считать естественной классификацией. В кн.: Философские проблемы современной биологии. Л. — 1967. К методике анализа границ фитоценозов. Бюлл. МОИП, отд. биол., 72. — 1969. Статистические

методы в геоботанике. Л. — 1971. К методике выделения растительных ассоциаций с помощью математических методов. В кн.: Методы выделения растительных ассоциаций. Л.
Василевич В. И., Н. А. Устюхина. 1976. Опыт использования отрицательных значений покрытий видов для оценки сходства сообществ. Бот. ж., 61, 1.
Волкова В. Г. 1969. Детальные планы растительности и метод комплексной ординации. В кн.: Геоботаническое картографирование. М.
Говорухин В. С. 1929. Растительность бассейна р. Илыча (Сев. Урал). Тр. общ. изучения Сибири, Урала и Дальнего Востока, I, 1. — 1955. О происхождении первичных пойменных лугов таежной зоны. Изв. Коми филиала ВГО, 3.
Корчагин А. А. 1940. Растительность северной половины Печоро-Илычского заповедника. Тр. Печоро-Илычского запов., 2.
Работнов Т. А. 1960. О флористической и ценотической полночленности ценозов. ДАН СССР, 130, 3.
Самбук Ф. В. 1927. Результаты исследования лугов на нижней Печоре. В кн.: Тр. совещ. геоботаников-луговедов 17—22 марта 1927 г. при Государственном луговом институте. Доклады. Протоколы. Вып. I. Л. — 1930. Ботанико-географический очерк долины р. Печоры. Тр. Бот. музея АН СССР, 22. — 1931а. Основные типы лугов в пойме средней Печоры. Тр. Бот. музея АН СССР, 23. — 1931б. Печорские луга. Сев. хоз-во, 5, 6. — 1934. Пойменные луга бассейна Печоры.
Хантимер И. С. 1959. Материалы к изучению лугов поймы р. Печоры. В кн.: Луга Коми АССР, Сыктывкар.
Цинзерлинг Ю. Д. 1935. Растительность поймы среднего течения р. Печоры. Тр. Полярной комиссии АН СССР, 24.
Шенников А. П. 1935. Принципы ботанической классификации лугов. Сов. бот., 5. — 1938. Луговая растительность СССР. В кн.: Растительность СССР, 1.— 1941. Луговедение.
Austin M. P. 1976а. On non-linear species response models in ordination. Vegetatio, 33, 1. — 1976б. Performance of four ordination techniques assuming three different non-linear species responce models. Vegetatio, 33, 1.
Beals E. W. 1973. Ordination: mathematical elegance and ecological naivete. J. Ecol., 61, 1.
Cole La Mont. 1949. The measurement of interspecific association. Ecology, 30, 4.
Gauch H. L., R. H. Whittaker. 1976. Simulation of community patterns. Vegetatio, 33, 1.
Kosonen M. 1976. A review of the origin, development and significance of ordination methods in the present phytoecological research. S. B. 11, 6, Joensuu.
Lambert J. M., M. B. Dale. 1965. The use of statistics in phitosociology. Adv. Ecol. Res., 2.
Orloci L. 1967. An agglomertive method for classification of plant coommunities. J. Ecol., 55, 1.
Swan J. M. A. 1970. An examenation of some ordination problems by use of simulated vegetational data. Ecology, 51, 1.
Whittaker R. H., H. L. Gauch. 1973. Evaluation of ordination techniques. In: Handbook of vegetation. Science, 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 IV 1978.

SUMMARY

Using the information supplied by species absent in a community the classification of inundation valley meadows of upper Pechora river basin has been constructed. Zero values of abundance have been replaced by measures of positive and negative coverage, obtained from concomitance with species of community and their abundance. This makes possible a more accurate picturing of interrelations between communities. The comparison with the method based on calculation of traditional Euclid distances has been made. Characteristics of 12 isolated associations of meadow vegetation are given.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.542.2 (597)

Нгуен Кхак Кхой

РОД *THORACOSTACHYUM* KURZ (*CYPERACEAE*) ВО ФЛОРЕ ВЬЕТНАМА

NGUYEN KHAC KHOI. THE GENUS *THORACOSTACHYUM* KURZ (*CYPERACEAE*) IN VIETNAM FLORA

В роде *Thoracostachyum* Kurz около 7 видов, распространенных преимущественно в Южной и Юго-Восточной Азии, а также в Австралии. Камю (E. G. Camus, 1912, in Lecomte, Flore générale de l'Indo-Chine, 7, 2 : 174—176) привел для флоры Индо-Китая 3 вида этого рода, два из которых были им описаны впервые. Все эти виды встречаются и во Вьетнаме. Нами на территории Вьетнама были выявлены новые для науки вид и разновидность рода *Thoracostachyum*, а также один вид, прежде не известный для нашей страны. Таким образом, во Вьетнаме произрастает 5 видов названного рода. В настоящей статье мы приводим описания новых таксонов рода *Thoracostachyum*, конспект его видов, встречающихся во Вьетнаме, и ключ для их определения.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *THORACOSTACHYUM* KURZ ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1. Соцветие состоит из многочисленных колосков (до 800) . . . . 1. *Th. sumatranum*.
+ Соцветие состоит из меньшего числа колосков (5—50) . . . . . 2.
2. Колоски цилиндрические; в соцветии до 50 колосков . . . . 3.
+ Колоски эллиптические или продолговатые; в соцветии 5—6 колосков . . . . 4.
3. Листья до 150 см дл., 0.6—1.5 см шир. Колоски 0.6—1 см дл. . . . . 2. *Th. bancanum*.
+ Листья 30—40 см дл., 3—7 см шир. Колоски 3—4 см дл. . . . . 3. *Th. tonkinense*.
4. Колоски продолговатые. Корневище короткоползучее с клубнями 6—8 мм в диам. . . . . 4. *Th. vietnamense*.
+ Колоски эллиптические. Корневище короткоползучее . . . . . 5.
5. Листья 2.5—3 см шир., 30—40 см дл. Стебли до 120 см выс. . . . . 5a. *Th. balansae* var. *balansae*.
+ Листья 4.5—5.5 см шир., 20—30 см дл. Стебли 12—14 см выс. . . . . 5b. *Th. balansae* var. *latifolium*.

Конспект видов рода *Thoracostachyum* Kurz

1. *Th. sumatranum* (Miq.) Kurz, 1869, Journ. As. Soc. Bengal, 38, 2 : 75; Kern, 1974, Fl. Malesiana, ser. 1, 7, 3 : 464, f. 7—8. — *Lepironia sumatrana* Miq. 1861, Fl. Ind. Bat. Suppl. : 604. — *Mapania hypolytroides* F. Muell. 1878, in Benth., Fl. Austral. 7 : 341. — *M. pandanophylla* Schumann, 1889, in Schumann et Hollr., Fl. Kais. Wilhelms Land : 25. —

Th. hypolytroides Clarke, 1894, in Hook. f., Fl. Brit. Ind. 6 : 680,; id. 1909, Illustr. Cyper.: t. 107, f. 7—10; Ridl. 1925, Fl. Mal. Pen. 5 : 171.

Typus: «Sumatra austr. in prov. Lam pong, prope Ipil Batangleko».

Распространение. Вьетнам: Vietnam meridionalis, Cochinchina, sine loco et coll. Сырые леса. — Общ. распр.: КНР (Юньнань), Малайзия, о. Новая Гвинея, Австралия (Квинсленд, Мельбурн).

Для флоры Вьетнама данный вид приводится впервые.

2. *Th. bancanum* (Miq.) Kurz, 1869, Journ. As. Soc. Bengal, 38, 2 : 76; Clarke, 1894, in Hook. f., Fl. Brit. Ind. 6 : 680; E. G. Camus, 1912, in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine, 7, 2 : 174; Ridl. 1925, Fl. Mal. Pen. 5 : 171. — *Lepironia bancana* Miq. 1861, Fl. Ind. Bat. Suppl.: 604.

Typus: Malaysia — «Bangka, in solo turfoso sylvarum prope Baturusak».

Распространение. Вьетнам: Prov. Vinh phu, mont. Tam dao, 8 II 1965, Pham Cam, n° 45 48; ibid. 17 VII 1975, Nguyen Khac Khoi, n° 14 645; ibid. X 1975, Nguyen tien Hiep, n° 15 031, 15 032, 15 049; ibid., X 1975, Nguyen xuan Tam, n° 14 887; там же, VII 1976, Н. Т. Скворцова, Н. Н. Арнаутов, Nguyen Khac Khoi и другие, n° LXVN 172; Prov. Bac thai, 12 VI 1967, sine coll. et num.; Prov. Quang ninh, reg. Ke bao, 7 V 1976, sine coll., n° DHTH-73-171; Prov. Ha nam ninh, Ninh binh, sine die, Bon. Сырые леса, на высоте 500—1000 м над ур. м. — Общ. распр.: Индия, Малайзия, Сингапур, Новая Гвинея.

3. *Th. tonkinense* (E. G. Camus) Uitt. 1936, Rec. Trav. Bot. Néerl. 33 : 140, f. 2e; Koyama, 1957, Contr. Inst. Bot. Univ. Montréal, 70 : 63. — *Diplasia tonkinensis* E. G. Camus, 1910, in Lecomte, Not. Syst. (Paris), 1 : 252, f. 15; id. 1912, in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine, 7, 2 : 176, f. 23, 1—4.

Typus: Vietnam — «Tonkin, Uong bi, Balansa, n° 184» (P, isotypus — Herb. Inst. Biol. Centr. Nat. Stud. Sci. Vietnam. in Ho Chi Minh).

Распространение: Вьетнам: Prov. Cao lang, reg. Lang son, 17 II 1963, Le kim Bien, n° 3775; Prov. Cao lang, reg. Chi lang, 28 VI 1963, Nguyen Ha, n° 14; Prov. Cao lang, reg. Bac son, 27 XI 1974, Le Kim Bien, n° 8078; Prov. Quang ninh, reg. Uong bi, Balansa, n° 184, isotypus! Сырые леса. — Общ. распр.: КНР (Юньнань), Лаос.

4. ***Th. vietnamense* K. Khoi, sp. nova.** — Planta perennis, 20 cm alt., rhizomate breviter repenti cum tuberibus 6—8 mm in diam. Caules 1 mm in diam., triquetri, rigidi. Folia basalia in numero 2, petiolata; lamina coriacea, 17—22 cm lg., 4.3—4.5 cm lt., oblongo lanceolata, glabra, marginilus scarbris; petiolo 35—40 cm lg., 2 mm in diam. Folia caulinaria sessilia, lanceolata, acuminata, 5—7 cm lg., 1.4—1.5 cm lt. Inflorescentia 2 cm in diam., spiculis in numero 6, oblongis, 5—8 mm lg., 1.3—1.5 mm lt., paucifloris. Glumae lanceolatae, acuminatae, 3.5—4 mm lg., 1.5—1.8 mm lt., cinnamomeae. Fructi obovati, obtuse—trigoni, mucronati. Stigmata 3 longa.

Typus: «Vietnam borealis, sine loco, 12 III 1972, sine coll. n° 10». In Herb. Inst. Biol. Centr. Nat. Stud. Sci. Vietnam. in Hanoi conservatur.

Растение многолетнее, 20 см выс.; корневище коротко-ползучее, с клубнями 6—8 мм в диам. Стебли 1 мм в диам., трехгранные, жесткие, олиственные. Прикорневые листья в числе 2, черешчатые; пластинка кожистая, 17—22 см дл., 4.3—4.5 см шир., продолговато-ланцетовидная, голая, по краям шероховатая; черешок 35—40 см дл., 2 мм в диам. Стеблевые листья сидячие, ланцетовидные, 5—7 см дл., 1.4—1.5 см шир., заостренные. Соцветие 2 см в диам., из 6 продолговатых малоцветковых колосков, 5—8 мм дл., 1.3—1.5 мм шир. Чешуи ланцетовидные, заостренные, 3.5—4 мм дл., 1.5—1.8 мм шир., коричневые. Плоды обратнояйцевидные, тупотрехгранные, с остроконечием. Рылец 3, длинных.

Тип: Северный Вьетнам, 12 III 1972, n° 10, без указания места сбора и коллектора. Хранится в Гербарии Биологического института государственного научно-исследовательского центра Вьетнама в г. Ханое.

5. *Th. balansae* E. G. Camus, 1910, in Lecomte, Not. Syst. (Paris), 1 : 252, f. 14; id. 1912, in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine, 7, 2 : 174, f. 23,

5—7; Uitt. 1936, Rec. Trav. Bot. Néerl. 33 : 140; Koyama, 1957, Contr. Inst. Bot. Univ. Montréal, 70 : 63.

a. *Th. balansae* var. *balansae.*

Typus: Vietnam — «Tonkin, mont. Bavi, alt. 800 m, n° 2806, Balansa» (P).

Распространение. Вьетнам: Prov. Hoang lien son, reg. Lao kai (sine loco et die), B. Hayata; Prov. Vinh phu, mont. Tam dao, 7 II 1965, Pham Cam, n° 4456; там же, VII 1976, Н. Т. Скворцова, Н. Н. Арнаутов, Nguyen Khac Khoi и другие, n° LXVN 100 и LXVN 179; Prov. Hason binh, mont. Bavi, sine die et coll. Сырые леса, на высоте 700—1000 м. — Общ. распр.: Индия, Малайзия.

b. *Th. balansae* var. *latifolium* K. Khoi, var. nov. — A varietate typica culmis 12—14 cm alt., laminis 20—30 cm lg., 4.5—5.5 cm lt. differt.

Typus: «Vietnam, prov. Hoang lien son, reg. Yen bai, 24 III 1960, sine coll., n° 01». In Herb. Inst. Biol. Centr. Nat. Stud. Sci. Vietnam. in Hanoi conservatur.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 X 1978.

УДК 005 : 582.542.2 (597)

Нгуен Кхак Кхой

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *CAREX* L. (*CYPERACEAE*) ИЗ ВЬЕТНАМА

NGUYEN KHAC KHOI. NEW SPECIES OF THE GENUS *CAREX* L. (*CYPERACEAE*) FROM VIETNAM

1. ***Carex trongii* K. Khoi, sp. nova** (sect. *Griseae* Bailey). — Planta perennis, 22—32 cm alt., rhizomate brevi. Caules centrales, graciles, basi vaginis fulvis circumdati. Folia 3—4, basalia, 25—30 cm lg., petiolata; petiolus 8—10 cm lg., 2 mm in diam., striatus, basi fulvus,; lamina 17—20 cm lg., 2.5—3.5 cm lt., elliptico-lanceolata, glabra, coriacea, 5—7 nervis prominentibus praedita. Bracteae cum vaginis infundibuliformibus, 3—4 cm lg., fulvis et laminis reductis. Inflorescentia paniculata, 8—16 cm lg., e spicis 3—5 sexu distinctis; spicae superiores masculae, in numero 1—2, 2—5 cm lg., squamis 3—3.5 mm lg., fulvis; spicae inferiores femineae, cylindricae, in numero 3—4, 1.7—2.1 cm lg., 3—4 mm lt., pauciflorae (7—8 fl.), squamis 2.8—3 mm lg., 2.3—2.5 mm lt., lanceolatis, fulvis, multinervatis, nervo medio glauco. Utriculi anguste ellipsoidei, 5.5—5.7 mm lg., 1.2 mm lt., obtuse triquetri, hispidi, straminei, multinervati, breviter stipitati, cum rostro 0.5—0.7 mm lg., bidentato. Fructi regulares triquetri, ellipsoidei, 3. 5—3.8 mm lg., 1—1.2 mm lt., stipitati, straminei. Stigmata 3 (fig. 1, 1; 2).

Typus: «Vietnam, prov. Ha-nam-ninh, reg. Cuc-phuong, Dong-con, mont. Kim-giao, in alt. 500 m s. m., in silvis e Podocarpus neriifolius D. Don, 25 VII 1971, Nguyen Chi Trong et Lam Van Bao, n° 704» (Hanoi).[1]

Affinitas. A specie proxima *C. kucyniakii* Raymond foliis in numero 3—4, basalibus, glabris, spicis sexu distinctis, utriculis anguste ellipsoideis, 5.5—5.7 mm lg., 1.2 mm lt. bene differt.

Растение многолетнее, 22—32 см выс., с укороченным корневищем. Стебли центральные, тонкие, окруженные при основании рыжевато-бу-

---

[1] Типы описываемых здесь видов хранятся в Гербарии Биологического института Государственного научно-исследовательского центра Вьетнама в г. Ханое (Typi in Herb. Inst. Biol. Centr. Nat. Stud. Sci. Vietnam in Hanoi conservatur).

рыми влагалищами. Листья в числе 3—4, прикорневые, 25—30 см дл., с черешком; черешок 8—10 см дл., 2 мм в диам., бороздчатый, у основания рыжевато-бурый; пластинка 17—20 см дл., 2.5—3.5 см шир., эллиптически-ланцетовидная, голая, кожистая, с 5—7 выступающими жилками. Прицветные листья с воронковидным рыжевато-бурым влагалищем 3—4 см дл., и редуцированной пластинкой. Соцветие метельчатое, 8—16 см дл. из 3—5 раздельнополых колосьев. Верхушечный колос (или два верхних колоса) — мужские, 2—5 см дл., с рыжевато-бурыми чешуями 3—3.5 мм дл.; женские колосья в числе 3—4, цилиндрические, 1.7—2.1 см дл., 3—4 мм шир., малоцветковые (7—8 цветков); кроющие чешуи женских колосьев 2.8—3 мм дл., 2.3—2.5 мм шир., ланцетовидные, рыжевато-бурые, со многими жилками и с сизо-зеленой средней жилкой. Мешочки узкоэллиптические, 5.5—5.7 мм дл., 1.2 мм шир., тупо-трехгранные, щетинисто-волосистые, соломенно-желтые, со многими жилками, на короткой ножке, с двузубчатым носиком 0.5—0.7 мм дл. Плоды правильные, трехгранные, эллиптические, 3.5—3.8 мм дл., 1—1.2 мм шир., соломенно-желтые, на ножке. Рылец 3 (рис. 1, *1*; 2).

Тип: «Вьетнам, пров. Ха-нам-нинь, район Кук-фыонг, Донг-кон, гора Ким-зао, на высоте 500 м над ур. м., в лесу из *Podocarpus neriifolius* D. Don, 25 VII 1971, Нгуен Чи Чонг и Лам Ван-Бао, № 704» (Ханой).

Родство. От близкого вида *C. kucyniakii* Raymond хорошо отличается прикорневыми голыми листьями в числе 3—4, раздельнополыми колосьями и узкоэллиптическими мешочками 5.5—5.7 мм дл., 1.2 мм шир.

Вид назван по имени исследователя флоры Вьетнама Нгуен Чи Чонга.

2. ***Carex phankei*** **K. Khoi, sp. nova** (sect. *Griseae* Bailey). — Planta perennis, 13 cm alt., rhizomate brevi. Caules centrales, graciles, basi vaginis fulvis circumdati. Folia 4—5, basalia, 5.5—9.5 cm lg., 2.5—4 mm lt., lanceolata, glabra, coriacea, cum nervis in numero 5 prominentibus praedita, vaginis brevibus rubello-fuscis. Bracteae cum vaginis infundibuliformibus rubello-fuscis, 1 cm lg. et laminis reductis. Inflorescentia paniculata, 8 cm lg., e spicis 8—10, sexu distinctis; spicae superiores masculae, in numero 4—5, 0.8—1 cm lg., squamis 1.5—2 mm lg., rubello-fuscis; spicae inferiores femineae, in numero 4—5, 0.4—0.5 cm lg., 0.3—0.4 cm lt., pauciflorae (4—5 fl.), squamis 2.4—2.5 mm lg., 1.8—2 mm lt., lanceolatis, rubello-fuscis, multinervatis, cum nervo medio glauco. Utriculi anguste ellipsoidei, 5.4—5.6 mm lg., 1 mm lt., obtuse triquetri, hispidi, straminei, multinervati, cum rostro brevi 0.5—0.8 mm lg., bidentato. Fructi regulares triquetri, anguste ellipsoidei, 3.4—3.6 mm lg., 1—1.2 mm lt., stipitati, straminei. Stigmata 3 (fig. 1, *2*; 3).

Typus: «Vietnam, prov. Ha-nam-ninh, Kim-bang, Ba-sao, 1976, Phan Ke Loc, n° P3376» (Hanoi).

Affinitas. A specie proxima *C. trongii* K. Khoi plantis 13 cm alt., foliis 5.5—9.5 cm lg., 2.5—4 mm lt., sessilibus, spicis masculis in numero 4—5, 0.8—1 cm lg., spicis femineis in numero 4—5, 0.4—0.5 cm lg., paucifloris (4—5) bene differt.

Растение многолетнее, 13 см выс., с коротким корневищем. Стебли центральные, тонкие, окруженные при основании рыжевато-бурыми влагалищами. Листья в числе 4—5, прикорневые, 5.5—9.5 см дл., 2.5—4 мм шир., ланцетовидные, голые, кожистые, с 5 выступающими жилками, с короткими красновато-бурыми влагалищами. Прицветные листья с красновато-бурым влагалищем 1 см дл. и редуцированной пластинкой. Соцветие метельчатое, 8 см дл., из 8—10 раздельнополых колосьев; верхние колосья — мужские, в числе 4—5, 0.8—1 см дл., с красновато-бурыми кроющими чешуями 1.5—2 мм дл.; женские колоски в числе 4—5, 0.4—0.5 см дл., 0.3—0.4 см шир., малоцветковые (4—5 цветков); кроющие чешуи женских колосков 2.4—2.5 мм дл., 1.8—2 мм шир., ланцетовидные, красновато-бурые, со многими жилками, с сизо-зеленой средней жилкой. Мешочки узкоэллиптические, 5.4—5.6 мм дл., 1 мм шир., тупотрехгранные, щетинисто-волосистые, соломенно-желтые, со многими жилками, на корот-

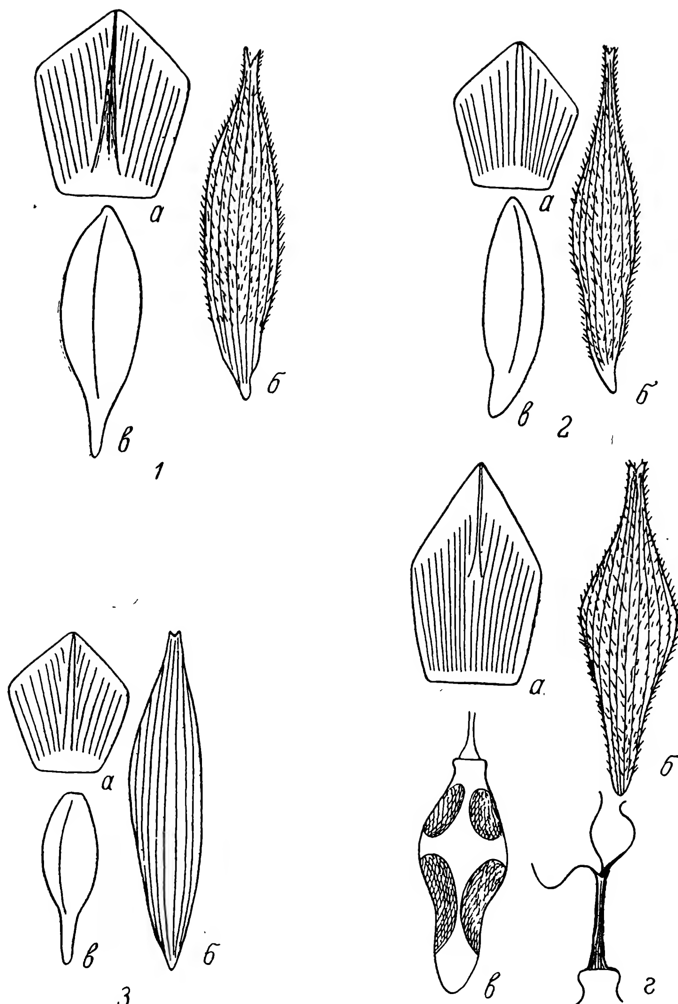


Рис. 1.

1 — *Carex trongii* K. Khoi, *2* — *C. phankei* K. Khoi, *3* — *C. hatuyenensis* K. Khoi, *4* — *C. hanamninhensis* K. Khoi.
а — чешуя, *б* — мешочек, *в* — плод, *г* — столбик с рыльцами.

кой ножке, с коротким двузубчатым носиком 0.5—0.8 мм дл. Плоды правильные, треугольные, узкоэллиптические, 3.4—3.6 мм дл., 1—1.2 мм шир., на ножке, соломенно-желтые. Рылец 3 (рис. 1, *2*; 3).

Тип: «Вьетнам, пров. Ха-нам-нинь, Ким-банг, Ба-шао, 1976, Фан Ке Лок, № Р3376» (Ханой).

Родство. От близкого вида *C. trongii* K. Khoi хорошо отличается растениями 13 см выс., листьями 5.5—9.5 см дл., 2.5—4 мм шир., с короткими влагалищами, мужскими колосьями в числе 4—5, 0.8—1 см дл., малоцветковыми (4—5 цветков) женскими колосьями в числе 4—5, 0.4—0.5 см дл.

Вид назван по имени исследователя растительных ресурсов Вьетнама Фан Ке Лока.

3. ***Carex hatuyenensis*** **K. Khoi, sp. nova** (sect. *Careyanae* Tuckerm.). — Planta perennis, 12—15 cm alt., rhizomate brevi. Caules laterales, graciles, basi vaginis fulvis circumdati. Folia 4—6, basalia, 3—8 cm lg., petiolata; petiolus brevis, 0.5—1 cm lg., 2 mm in diam., striatus; lamina 3—7 cm lg., 1—1.8 cm lt., elliptico-lanceolata, glabra, coriacea, 5—7 nervis prominentibus praedita. Bracteae cum vaginis infundibuliformibus fulvis, 0.8—1 см lg. et laminis reductis. Inflorescentia paniculata, 3—8 cm lg., e spicis 3—5, sexu distinctis; spicae superiores masculae, in numero 2—3,



Рис. 2. Типовой экземпляр *Carex trongii* K. Khoi.

1.5—2 cm lg., squamis fulvis 3—3.5 mm lg., spicae inferiores femineae, in numero 1—2, cylindricae, 1.5—2 cm lg., multiflorae (15—20 fl.), squamis lanceolatis 2—2.2 mm lg., 1.8—2 mm lt. Utriculi anguste ellipsoidei, 5.4—5.6 mm lg., 1.2 mm lt., obtuse triquetri, glabri, straminei, multinervati, cum rostro brevi bidentato. Fructi regulares, triquetri, ellipsoidei, 2.8—3 mm lg., 1 mm lt., straminei, stipitati, stipe 0.5—0.6 mm lg. Stigmata 3 (fig. 1, *3*; 4).

Typus: «Vietnam, prov. Ha-tuyen, Dong-van, Pho-bang, in alt. 1500 m s. m., 1V 1975, Nguyen Khac Khoi, n° 14 360» (Hanoi).

Affinitas. A specie proxima *C. kucyniakii* Raymond foliis in numero 4—6, basalibus, 3—8 cm lg., petiolo breve 0.5—1 cm lg., lamina 3—7 cm lg., 1—1.8 cm lt., glabra, spicis sexu distinctis, utriculis ellipsoideis, 5.4—5.6 mm lg., 1.2 mm lt. bene differt.

Растение многолетнее, 12—15 см выс., с коротким корневищем. Стебли боковые, тонкие, окруженные при основании рыжевато-бурыми влагалищами. Листья в числе 4—6, прикорневые, 3—8 см дл., с коротким бороздчатым черешком 0.5—1 см дл., 2 мм в диам.; пластинка 3—7 см дл., 1—1.8 см шир., эллиптически-ланцетовидная, кожистая, голая, с 5—7 высту-

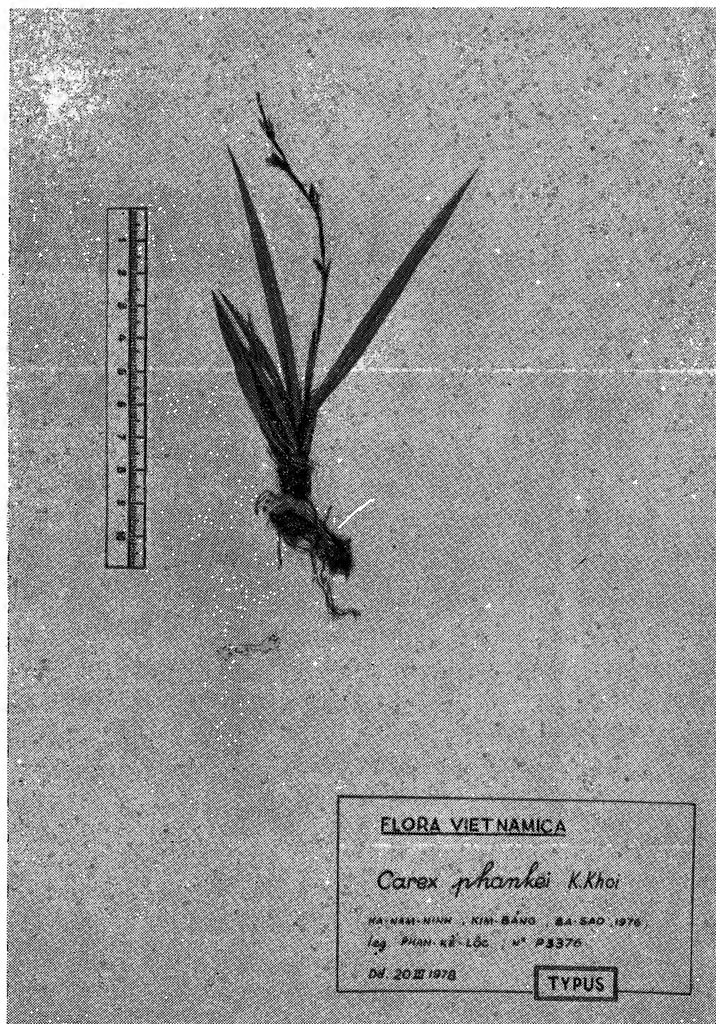


Рис. 3. Типовой экземпляр *Carex phankei* K. Khoi.

пающими жилками. Прицветные листья с воронковидным влагалищем, 0.8—1 см дл. и редуцированной пластинкой, рыжевато-бурые. Соцветие метельчатое, 3—8 см дл., из 3—5 раздельнополых колосьев; верхние колосья мужские, в числе 2—3, 1.5—2 см дл., с рыжевато-бурыми кроющими чешуями 3—3.5 мм дл.; нижние колосья женские, в числе 1—2, цилиндрические, 1.5—2 см дл., многоцветковые (15—20 цветков), с ланцетовидными кроющими чешуями 2—2.2 мм дл., 1.8—2 мм шир. Мешочки узкоэллиптические, 5.4—5.6 мм дл., 1.2 мм шир., тупо-трехгранные, голые, соломенно-желтые, со многими жилками, с коротким двузубчатым носиком. Плоды правильные, трехгранные, эллиптические, 2.8—3 мм дл., 1 мм шир., соломенно-желтые, на ножке 0.5—0.6 мм дл. Рылец 3 (рис. 1, *3*; 4).

Тип: «Вьетнам, пров. Ха-туен, Донг-ван, Фо-банг, на высоте 1500 м над ур. м., IV 1975, Нгуен Кхак Кхой, n° 14 360» (Ханой).

Родство. От близкого вида *C. kucyniakii* Raymond хорошо отличается прикорневыми листьями в числе 4—6, 3—8 см дл. с коротким черешком 0.5—1 см дл. и голой пластинкой 3—7 см дл., 1—1.8 см шир., раздельнополыми колосьями и эллиптическими мешочками 5.4—5.6 мм дл., 1.2 мм шир.

4. ***Carex hanamninhensis* K. Khoi. sp. nova** (sect. *Cryptostachyae* Franch.). — Planta perennis, 20 cm alt., rhizomate elongato. Caules latera-

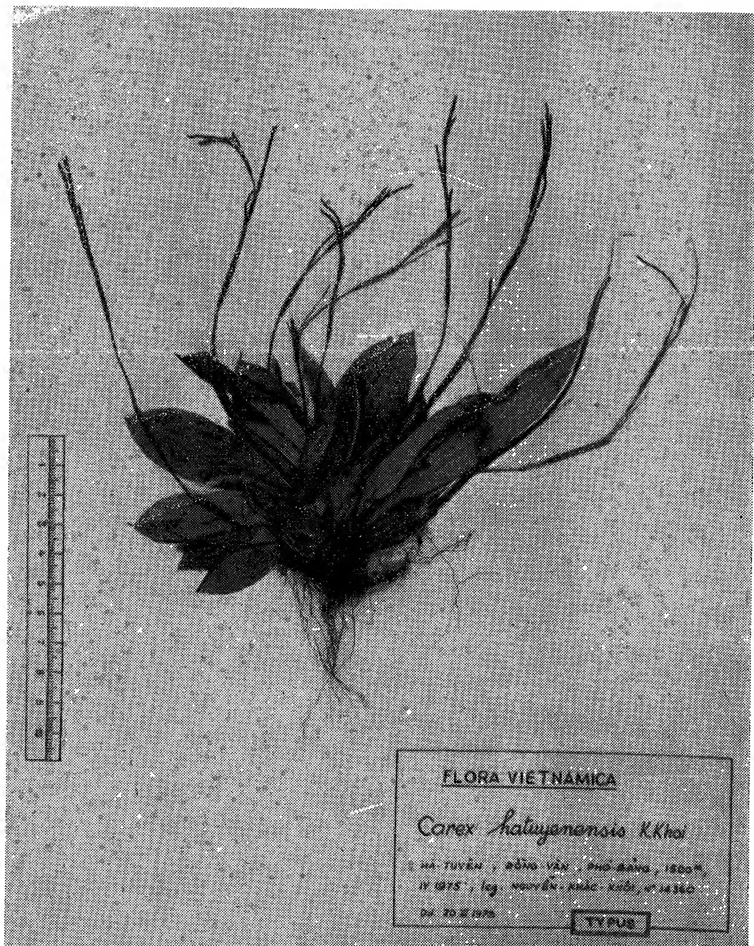


Рис. 4. Типовой экземпляр *Carex hatuyensis* K. Khoi.

les. Folia basalia, multa, 60—70 cm lg., 6—8 mm lt. Bracteae longe vaginantes laminis brevibus. Inflorescentia paniculata, e spicis 5, androgynis, 7.5—8 cm lg. cum parte mascula 2.5—3 cm lg. et parte feminea cylindrica, 4.5—5 cm lg., 4 mm lt., multiflora (25—32 fl.), squamis 3.4—3.6 mm lg., 2—2.2 mm lt., lanceolatis multinervatis, stramineis, nervo medio glauco. Utriculi rhomboidales, 5—5.3 mm lg., 1.5—1.7 mm lt., triquetri, multinervati, hispidi, straminei, cum rostro brevi bidentato. Fructi undique excavati, 3.5—3.7 mm lg., 1.2—1.4 mm lt., straminei, apice dilatato-annulati, stipitati, styli basi erecti. Stigmata 3, brevia (fig. 1, *4*; 5).

T y p u s: ««Vietnam, prov. Ha-nam-ninh, reg. Cuc-phuong, Quen-thach, in alt. 200 m s. m., 19 IV 1971, Ha Van Kien, n° 368 CP» (Hanoi).

A f f i n i t a s. A speciebus proximis *C. cryptostachys* Brongn. et *C. courtallensis* Nees bene differt: a prima — spicis in numero 5, 7.5—8 cm lg., multifloris (25—32 fl.) fructis apice dilatato-annulatis, stylis basi erecti, a secunda — utriculis rhomboidalibus, 5—5.3 mm lg., 1.5—1.7 mm lt., fructis undique excavatis.

Растение многолетнее, 20 см выс., с удлиненным корневищем. Стебли боковые. Листья прикорневые, многочисленные, 60—70 см дл., 6—8 мм шир. Прицветные листья с длинным влагалищем и короткой пластинкой. Соцветие метельчатое, из 5 андрогинных колосьев 7.5—8 см дл.; мужская часть колоса 2.5—3 см дл., женская часть — 4.5—5 см дл., 4 мм шир., цилиндрическая, многоцветковая (25—32 цветка); кроющие чешуи мешочков 3.4—3.6 мм дл., 2—2.2 мм шир., ланцетовидные, соло-

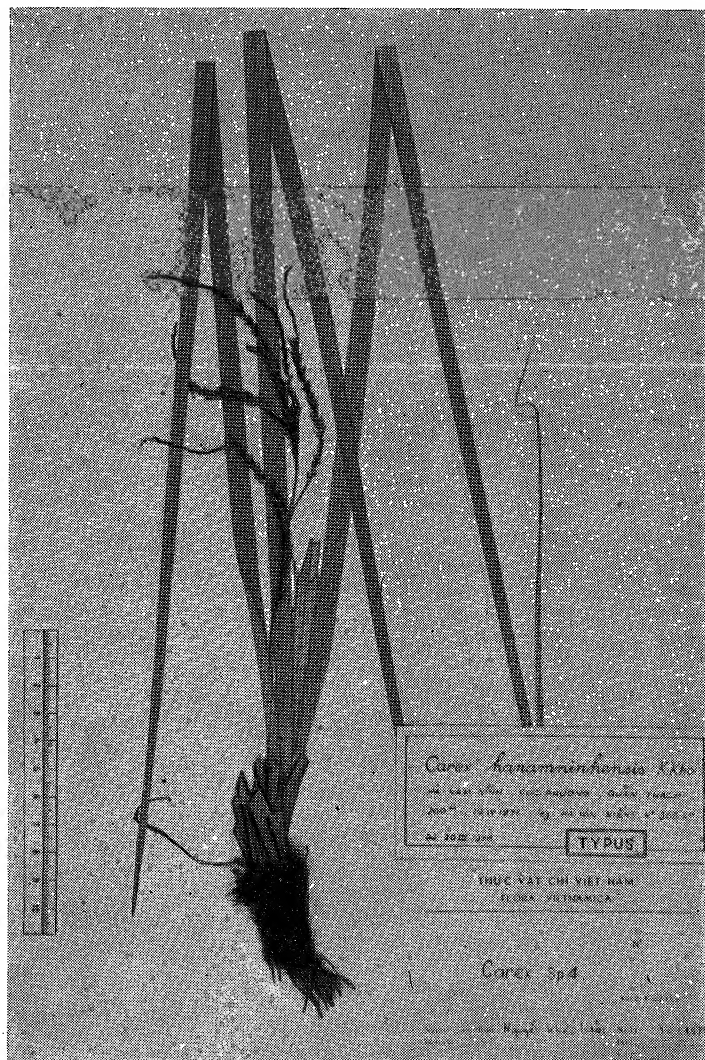


Рис. 5. Типовой экземпляр *Carex hanamninhensis* K. Khoi.

менно-желтые, со многими жилками, с сизо-зеленой средней жилкой. Мешочки ромбоидальные, трехгранные, 5—5.3 мм дл., 1.5—1.7 мм шир., со многими жилками, щетинисто-волосистые, соломенно-желтые, с двузубчатым коротким носиком. Плоды со впадинами, 3.5—3.7 мм дл., 1.2—1.4 мм шир., на верхушке с расширенным диском, на ножке, соломенно-желтые; основание столбика прямое. Рылец 3, короткие (рис. 1, *4*; 5).

Т и п: «Вьетнам, пров. Ха-нам-нинь, район Кук-фыонг, Куен-тхать, на высоте 200 м над ур. м., 19 IV 1971, Ха Ван Киен, n° 368 СР» (Ханой).

Р о д с т в о. От близких видов *C. cryptostachys* Brongn. и *C. courtallensis* Nees хорошо отличается следующими признаками: от первого — колосьями в числе 5, 7.5—8 см дл., многоцветковыми (25—32 цветка), плодами на верхушке с расширенным диском и прямым основанием столбика, от второго — ромбоидальными мешочками 5—5.3 мм дл., 1.5—1.7 мм шир. и плодами со впадинами.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 X 1978.

СООБЩЕНИЯ

УДК 576.312.32/.38 : 582.594.2 (470.21/.25)

Л. В. Аверьянов

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМ. *ORCHIDACEAE* С ТЕРРИТОРИИ СЕВЕРО-ЗАПАДА СССР

L. V. AVERYANOV. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME SPECIES OF *ORCHIDACEAE* FAMILY FROM THE NORTH-WESTERN PART OF U. S. S. R.

Числа хромосом пяти таксонов определены для СССР впервые. Для *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. ssp. *densiflora* (Wahl.) E. G. et A. Camus число хромосом ранее не определялось. Два вида — *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó и *D. incarnata* (L.) Soó — представлены на территории Северо-Запада СССР формами различных уровней плоидности. У видов рода *Listera* обнаружено присутствие значительного числа B-хромосом. Новое число ($2n=40$) найдено у *Platanthera bifolia* (L.) Rich. Хромосомные числа большинства исследованных видов не отличаются от чисел, приводимых в литературе.

Сем. *Orchidaceae* на территории европейской части СССР кариологически изучено недостаточно, хотя в пределах Ленинградской и Вологодской областей для большинства родов хромосомные числа определялись (Соколовская, 1972; Аверьянов, 1977). В настоящей статье приводятся результаты дальнейшего кариологического исследования семейства орхидных; 159 определений хромосомных чисел охватывают 18 видов из 12 родов орхидей, для пяти таксонов соматические числа в пределах СССР определены впервые.

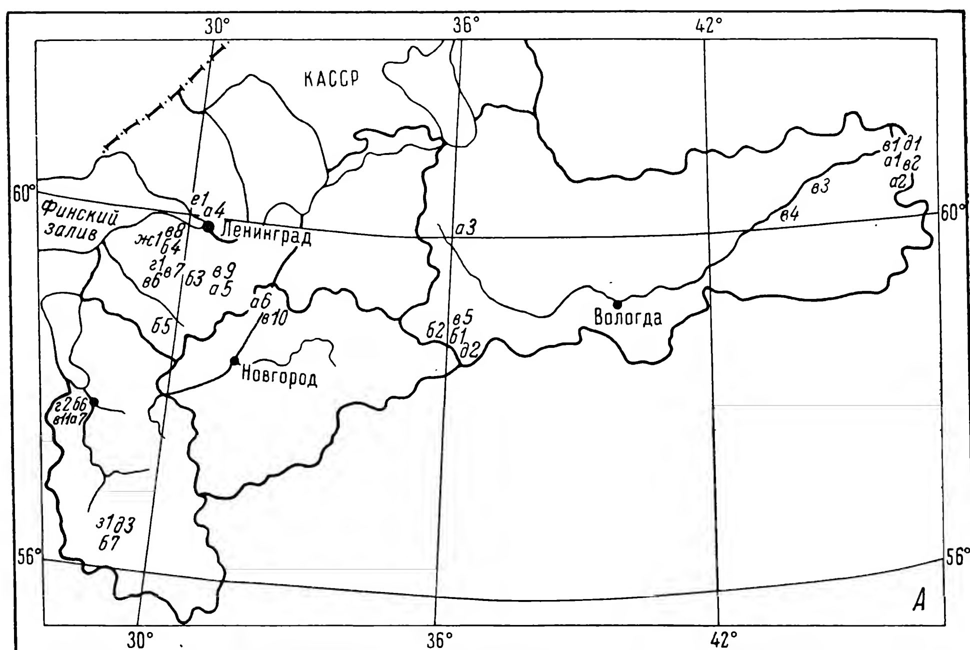
Материал для кариологического исследования был собран нами в 1975—1977 гг. в Вологодской, Ленинградской, Новгородской, Псковской областях, в Карельской АССР и на островах Белого моря (рис. 1, 2). Методика приготовления препаратов сообщалась ранее (Аверьянов, 1977). Подсчет соматических чисел хромосом проводился в меристематических клетках корней. Материал по *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. в 1977 г. из Вологодской обл. был собран И. Московцевой.

Ниже приведена таблица, где сведены полученные данные по числам хромосом с указанием географического местонахождения и местообитания исследуемых растений, а также имеющиеся литературные данные о соматических числах рассматриваемых видов. Все цитируемые экземпляры растений и соответствующие им препараты хранятся на кафедре ботаники Ленинградского государственного университета им. А. А. Жданова.

Соматические числа хромосом *Corallorhiza trifida*, *Orchis militaris*, *Platanthera chlorantha*, *Liparis loseelii*, определенных для территории СССР впервые, не отличаются от чисел, приведенных в литературе, за исключением числа $2n=38$ у *Corallorhiza trifida* (по литературным данным $2n=42$).

Наиболее интересные результаты были получены нами для *Dactylorhiza maculata* и *D. incarnata*. Первый вид представлен на территории изучаемых областей полиплоидным комплексом, в котором доминируют в основном 40- и 80-хромосомные формы. Значительно реже встречаются формы других уровней плоидности.

Триплоиды образуются, видимо, либо путем слияния гамет, возникающих у 40- и 80-хромосомных форм (Vermeulen, 1938), либо путем полиспермии на базе диплоидов (Hagerup, 1944).



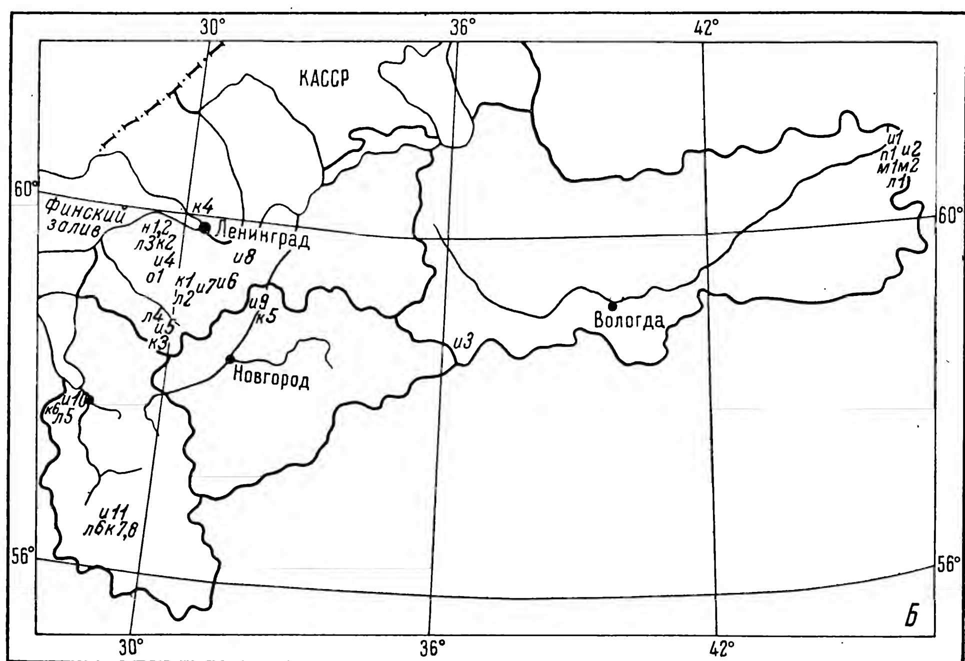


Рис. 1. Географическое местоположение изученных популяций на территории Вологодской, Ленинградской, Новгородской и Псковской областей.

А: *а* — *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *б* — *Epipactis palustris* (L.) Crantz, *в* — *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *г* — *Herminium monorchis* (L.) R. Br., *д* — *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *е* — *Listera cordata* (L.) R. Br., *ж* — *Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichb., *з* — *Liparis loeselii* (L.) Rich.
Б: *и* — *Listera ovata* (L.) R. Br., *к* — *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó, *л* — *D. incarnata* (L.) Soó, *м* — *Cypripedium calceolus* L., *н* — *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. ssp. *densiflora* (Wahl.) E. G. et A. Camus, *о* — *Orchis militaris* L., *п* — *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Schult.
Цифры обозначают номера популяций.

Хромосомные числа некоторых видов сем. *Orchidaceae* с территории Северо-Запада СССР

№ популяции	Районы исследований и местообитания растений, дата сбора, № образца	Число изученных образцов	2n	Литературные данные
	Coeloglossum viride (L). C. Hartm. (рис. 2)			
	Карельская АССР			
1	Лоухский р-н, о. Средний в Белом море, береговые склоны, зеленомошный сырой хвойный лес с *Pinus sylvestris* L., *Ledum palustre* L., *Juniperus communis* L., *Trollius europaeus* L., *Vaccinium myrtillus* L., 8 VII 1976, № 139	1	40	2n=40 (Löve A., D. Löve, 1961, 1975; Жукова, Тихонова, 1971; Соколовская, 1972; Moore, 1973, 1974) 2n=40, 42, 80 (ХЧЦР, 1969) *
2	О. Средний, сырой смешанный лес по берегу озера, 8 VII 1976, № 143	1	40	
	Corallorhiza trifida Chatel. (рис. 2; рис. 3, *1*)			
	Карельская АССР			
1	Лоухский р-н, восточнее пос. Чкаловский, оз. Порхово, сырое мелколесье, 11 VII 1976, № 154	1	38	2n=42 (Löve A., D. Löve, 1961, 1975; ХЧЦР, 1969; Moore, 1973)
	Cypripedium calceolus L. (рис. 1, *Б*, *м*)			
	Вологодская обл.			
1	Велико-Устюгский р-н, 4 км восточнее дер. Карасово, сырой болотистый лес в пойме ручья, 10 VIII 1976, № 207	1	20	2n=20 (Löve A., D. Löve, 1961, 1975; Соколовская, 1972; Аверьянов, 1977) 2n=20, 22 (ХЧЦР, 1969)
2	Окр. дер. Смоленская Выставка, по коренному берегу р. Лузы, в еловом зеленомошном лесу, 15 VIII 1976, № 213	1	20	
	Epipactis atrorubens (Hoffm.) Schult. (рис. 1, *Б*, *п*)			
	Вологодская обл.			
1	Велико-Устюгский р-н, окр. дер. Кузино, разреженный хвойный лес по коренному берегу р. Юг, 12 VIII 1976, № 211	1	40	2n=40 (Löve A., D. Löve, 1961, 1975; ХЧЦР, 1969; Соколовская, 1972; Moore, 1973)
	Epipactis helleborine (L.) Crantz (=*E. latifolia* (L.) All.) (рис. 1, *А*, *д*)			
	Вологодская обл.			
1	Велико-Устюгский р-н, 4 км восточнее дер. Карасово, сырой болотистый лес в пойме ручья, 10 VIII 1976, № 208	1	40	2n=20, 38, 40 (ХЧЦР, 1969) 2n=36, 38, 40, 44 (Moore, 1973) 2n=38, 40 (Löve A., D. Löve, 1961) 2n=40 (Moore, 1974; Аверьянов, 1977)

* Здесь и далее ссылка на «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) дается в сокращении: ХЧЦР (1969).

Продолжение

№ популяции	Районы исследований и местообитания растений, дата сбора, № образца	Число изученных образцов	2n	Литературные данные
2	У с т ю ж е н с к и й р-н, окр. пос. Асташкино, разреженный березовый лес, 8 VIII 1975, № 75	1	40	
	Псковская обл.			
3	П у с т о ш к и н с к и й р-н, окр. пос. Алоль, сыроватый смешанный лес из *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Picea abies* (L.) Karst., в пойме ручья близ оз. Теляжного, 25 VII 1976, № 185	1	40	
	Epipactis palustris (L.) Crantz (рис. 1, *А*, *б*)			
	Вологодская обл.			
1	У с т ю ж е н с к и й р-н, около 20 км вверх по р. Мологе от г. Устюжна (дер. Крутец), болото переходного типа, 5 VIII 1975, № 73	1	40	2n=24, 40 (ХЧЦР, 1969) 2n=40 (Löve A., D. Löve, 1961; Аверьянов, 1977) 2n=40, 44, 46, 48 (Moore, 1973)
2	25 км Ю-З г. Устюжна, заболоченный луг, 7 VIII 1975, № 74		40	
	Ленинградская обл.			
3	Г а т ч и н с к и й р-н, окр. ст. Прибытково, пойма р. Суйда, ключевое осоковое болото (*Equisetum variegatum* Schleich., *Scorzonera humilis* L., ивы), 26 VI 1976, № 121	1	40	
4	Л о м о н о с о в с к и й р-н, окр. д. Глядино, ключевое болото (*Schoenus ferrugineus* L., *Pinguicula vulgaris* L., *Primula farinosa* L.), 25 VI 1977, № 263	1	40	
5	Л у ж с к и й р-н, 3 км Ю-З г. Луга, берег лесного озера, низинное болото (*Baeothryon alpinum* (L). Egor., *Thelypteris palustris* Schott, *Menyanthes trifoliata* L., *Peucedanum palustre* (L.) Moench, ивы, береза), 24 VI 1976, № 105	1	40	
	Псковская обл.			
6	П е ч о р с к и й р-н, 3 км севернее пос. Старый Изборск, низинное ключевое болото, 22 VII 1976, № 170	1	40	
7	П у с т о ш к и н с к и й р-н, близ пос. Алоль, ключевое болото по берегам оз. Теляжного, 24 VII 1976, № 183	1	40	
	Goodyera repens (L.) R. Br. (рис. 2; рис. 3, *9*)			
	Карельская АССР			
1	Л о у х с к и й р-н, о. Средний в Белом море, зеленомошный еловый лес, 8 VII 1976, № 144	1	30—32	2n=28 (ХЧЦР, 1969) 2n=30, 28—32 (Löve A., D. Löve, 1961, 1975) 2n=30 (Moore, 1974; Крогулевич, 1976) 2n=30—32 (Moore, 1973; Ростовцева, 1977) 2n=32 (Moore, 1977) 2n=40 (Skalinska, 1974)

№ популяции	Районы исследований и местообитания растений, дата сбора, № образца	Число изученных образцов	2n	Литературные данные
2	Восточнее пос. Чкаловский, еловый лес зеленомошник (*Ledum palustre*, *Vaccinium myrtillus*), 10 VII 1976, № 153	1	30—32	
	Gymnadenia conopsea (L.) R. Br. (рис. 1, *A*, *в*)			
	Вологодская обл.			
1	Велико-Устюгский р-н, окр. дер. Кузино, разреженный хвойный лес по коренному берегу р. Юг, 12 VIII 1976, № 210	1	40	2n=40 (Löve A., D. Löve, 1961, 1975; Соколовская, 1972; Moore, 1973; Аверьянов, 1977) 2n=20, 40, 80 (ХЧЦР, 1969) 2n==40, 80, (Heusser, 1938; Wegener, 1966; Moore, 1973) 2n=40, 80, 100, 120 (Groll, 1965)
2	Окр. дер. Смоленская Выставка, на суходольном лугу по коренному берегу р. Лузы, 15 VIII 1976, № 214	1	40	
3	Нюксенский р-н, окр. дер. Вострое, на заливном сыром лугу по берегу небольшого притока р. Сухоны (*Thalictrum aquilegifolium* L., *Trollius europaeus*, *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv., осоки), 11 VIII 1977, №№ 277—281	5	40	
4	7—10 км по р. Сухоне ниже дер. Брусенец, по краю ключевого хвощево-осокового болота, 14 VIII 1977, №№ 282—290	9	40	
5	Устюженский р-н, 2 км вверх по р. Мологе от г. Устюжна, пойменный ольшатник, сырая поляна, 30 VII 1975, № 6	1	40	
	Ленинградская обл.			
6	Гатчинский р-н, окр. ст. Кикерино, разнотравный луг (*Trifolium pratense* L., *Briza media* L., *Alchemilla* sp., *Leucanthemum vulgare* Lam.), 20 VI 1977, №№ 235, 238, 240	3	40	
7	Между ст. Кикерино и ст. Елизаветино, лесной разнотравный луг (окраска цветков почти белая), 20 VI 1977, № 241	1	40	
8	Ломоносовский р-н, окр. дер. Глядино, сухой разнотравный луг в пойме р. Шингарки, 28 VI 1977, №№ 256, 257, 259	3	40	
9	Тосненский р-н, пойма р. Лустовки, окр. пос. Лисино-Корпус, разнотравный луг, 23 VII 1975, № 57	1	40	
	Новгородская обл.			
10	Чудовский р-н, окр. ст. Дубцы (пересечение Московской ж. д. с р. Волхов), суходольный разнотравный луг, 2 VII 1976, № 134	1	40	

№ популяции	Районы исследований и местообитания растений, дата сбора, № образца	Число изученных образцов	2n	Литературные данные
	Псковская обл.			
11	Печорский р-н, 3 км севернее пос. Старый Изборск, разнотравный луг по краю ключевого болота, 22 VII 1976, № 171	1	40	
	Gymnadenia conopsea (L.) R. Br. ssp. *densiflora* (Wahl.) E. G. et A. Camus (рис. 1, *Б*, *н*; рис. 3, *8*; рис. 4, *в* — см. вклейку)			
	Ленинградская обл.			
1	Ломоносовский р-н, окр. дер. Глядино (истоки р. Шингарки), ключевое известковое болото (*Pinguicula vulgaris*, *Schoenus ferrugineus* L., *Primula farinosa*), 25, 28 VI 1977, №№ 243, 244, 245, 252, 253	5	40	
2	Ключевое низинное болото (*Pinguicula vulgaris*, *Primula farinosa*, *Menyanthes trifoliata*, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.), 28 VI 1977, № 250	1	40	
	Dactylorhiza maculata (L.) Soó ** (рис. 1, *Б*, *к*; рис. 2; рис. 3, *6*)			
	Ленинградская обл.			
1	Гатчинский р-н, окр. ст. Прибытково, пойма р. Суйда, ключевое осоковое боолото (*Equisetum variegatum*, *Scorzonera humilis*, ивы), 26 VI 1976, № 123	1	80	2n=40 (Moore, 1974) 2n=40, 60, 80 (Аверьянов, 1977) 2n=40, 80 (Löve A., D. Löve, 1961, 1975; Groll, 1965; Соколовская, 1972; Moore, 1973) 2n=40, 80, 100, 120 (ХЧЦР, 1969)
2	Ломоносовский р-н, окр. дер. Глядино, ключевое известковое болото (*Schoenus ferrugineus*, *Primula farinosa*, *Pinguicula vulgaris*), 28 VI 1977, №№ 258, 260 (листья пятнистые, почти черные)	2	40	
3	Лужский р-н, около 3 км Ю-З г. Луга, низинное болото по берегу озера (*Baeothryon alpinum* (L.) Egor., *Thelypteris palustris*, *Menyanthes trifoliata*, *Peucedanum palustre*, ивы, береза, *Sphagnum*), 24 VI 1976, № 109	1	80	
4	Сестрорецкий р-н г. Ленинграда, верховое сфагновое болото по берегам оз. Разлив близ впадения Черной речки (*Sphagnum*, *Oxycoccus palustris* Pers., *Phragmites australis*, *Baeothryon alpinum*, сосна, береза), 29 VI 1976, №№ 124—131; 1 VIII 1976, №№ 202—205	11 1	80 100	

** *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó понимается нами широко, в объеме *Orchis maculata* L.

№ популяции	Районы исследований и местообитания растений, дата сбора, № образца	Число изученных образцов	2n	Литературные данные
	Новгородская обл.			
5	Ч у д о в с к и й р-н, окр. ст. Дубцы (пересечение Московской ж. д. с р. Волхов), пойменная ландышевая дубрава (*Quercus robur* L., *Alnus glutinosa*, *Populus tremula*), 2 VII 1976, № 136	1	40	
	Псковская обл.			
6	П е ч о р с к и й р-н, окр. пос. Старый Изборск, вблизи крепости, доломиты, выходы ключей, ольшатник по ключевому болоту (осоки, *Eriophorum gracile* Koch), 23 VII 1976, №№ 187—191	1 4	60 80	
7	П у с т о ш к и н с к и й р-н, окр. пос. Алоль, пойма ручья близ оз. Теляжного, сырой лес, 25 VII 1976, №№ 187—191	5	40	
8	Осоково-сфагновое болото переходного типа по берегу оз. Теляжного, 25 VII 1976, №№ 193, 194	1 1	60 80	
	Карельская АССР			
9	Л о у х с к и й р-н, о. Средний в Белом море, ключевое злаковое болото (*Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. myrtillus*), 8 VII 1976, №№ 145—152	8	80	
10	Восточнее пос. Чкаловский, материковое сфагновое болото (*Rubus chamaemorus* L., *Ledum palustre*, *Calluna vulgaris* (L.) Hill, сосна), 11 VII 1976, №№ 157—162	6	80	
11	Восточнее пос. Чкаловский, пойма ручья при впадении в озеро (осоки, *Trollius europaeus*, *Geranium pratense* L., *Equisetum sylvaticum* L.), 11 VII 1976, №№ 163—168	6	80	
	Dactylorhiza incarnata (L.) Soó (рис. 1, *Б*, *л*; рис. 3, *5*)			
	Вологодская обл.			
1	В е л и к о - У с т ю г с к и й р-н, окр. д. Шастово по правому берегу р. Лузы, сырой пойменный луг близ оз. Глухое, 16 VIII 1976, № 215	1	40	2n=40 (Löve A., D. Löve, 1961; ХЧЦР, 1969) 2n=40, 60 (Аверьянов, 1977)
	Ленинградская обл.			
2	Г а т ч и н с к и й р-н, окр. ст. Прибытково, пойма р. Суйда, ключевое осоковое болото (*Equisetum variegatum*, *Scorzonera humilis*, ивы), 26 VI 1976, №№ 115, 117—110, 122 (триплоиды имеют пятнистые листья, диплоиды — зеленые)	3 3	40 60	
3	Л о м о н о с о в с к и й р-н, окр. дер. Глядино, ключевое известковое болото (*Primula farinosa*, *Pinguicula vulgaris*), 28 VI 1977, №№ 248, 249, 255, 261, 264 (листья у всех экземпляров пятнистые)	2 3	40 60	

№ популяции	Районы исследований и местообитания растений, дата сбора, № образца	Число изученных образцов	2n	Литературные данные
4	Лужский р-н, около 3 км Ю-З г. Луга, низинное болото по берегу озера (*Baeothryon alpinum*, *Thelypteris palustris*, *Menyanthes trifoliata Peucedanum palustre*, ивы, береза), 24 VI 1976, №№ 102—104, 111, 112	5	40	
	Псковская обл.			
5	Печорский р-н, около 3 км севернее пос. Старый Изборск, осоково-хвощевое болото, 22 VII 1976, №№ 173—175 (№ 174 — листья пятнистые)	3	40	
6	Пустошкинский р-н, окр. пос. Алоль, осоково-сфагновое болото переходного типа по берегу оз. Теляжного, 25 VII 1976, №№ 195—201 (пятнистость листьев, окраска цветков и форма губы цветка в популяции варьируют в очень широких пределах)	1 1 5	40 60 80	
	Herminium monorchis (L). R. Br. (рис. 1, *А*, *г*)			
	Ленинградская обл.			
1	Гатчинский р-н, окр. ст. Елизаветино, сухой разнотравный луг (*Melampyrum nemorosum* L., *Hieracium pilosella* L., *Trifolium montanum* L., *Briza media*), 20 VI 1977, № 24	1	≈40	2n=24—26, 40 (ХЧЦР, 1969) 2n=40 (Löve A., D. Löve, 1961; Соколовская, 1972; Moore, 1973, 1974) 2n=42 (Красноборов, Ростовцева, 1975)
	Псковская обл.			
2	Печорский р-н, около 5 км С-З пос. Старый Изборск, пойменное ключевое болото (*Epipactis palustris* (L.) Crantz, *Pinguicula vulgaris*, *Primula farinosa*, *Succisa pratensis* Moench), 22 VII 1976, № 176	1	40	
	Liparis loeselii (L.) Rich. (рис. 1, *А*, *з*; рис. 3, *3*)			
	Псковская обл.			
1	Пустошкинский р-н, близ пос. Алоль, берега оз. Теляжного, болото переходного типа, 25 VII 1976, № 184	1	26	2n=26, 32 (ХЧЦР, 1969) 2n=32 (Löve A, D. Löve, 1961)
	Listera cordata (L.) R. Br. (рис. 1, *А*, *е*; рис. 2; рис. 3, *10*, *11*, *12*; рис. 4, *а*)			
	Ленинградская обл.			
1	Сестрорецкий р-н г. Ленинграда, берега оз. Разлив при впадении Черной речки, сырой сосновый лес (*Sphagnum*, *Vaccinium vitis-idaea*), 29 VI 1976, № 132	1	38—43 (34+0—9B) (2n=66)	2n=34+0—8B (34—42) (Löve A., D. Löve, 1975) 2n=36, 38, 40, 42 (Löve A., D. Löve, 1961; ХЧЦР, 1969; Moore, 1973)

№ популяции	Районы исследований и местообитания растений, дата сбора, № образца	Число изученных образцов	2n	Литературные данные
	Карельская АССР			
2	Л о у х с к и й р-н, о. Средний в Белом море, береговые склоны, зеленомошный сырой хвойный лес, *Pinus sylvestris*, *Juniperus communis*, *Trollius europaeus*, *Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*, 8 VII 1976, № 138	1	40 (34+6B)	
3	Берег озера (ель, береза, *Ledum palustre*, *Vaccinium myrtillus*), 8 VII 1976, № 142	1	39—43 (34+5—9B)	
4	Восточнее пос. Чкаловский, оз. Порхово, сырое мелколесье, 11 VII 1976, № 155 (цв. — желтоватые) № 156 (цв. — бурые)	2	39—43 (34+5—9B)	
	Listera ovata (L.) R. Br. (рис. 1, *Б*, *а*)			
	Вологодская обл.			
1	В е л и к о - У с т ю г с к и й р-н, около 4 км восточнее дер. Карасово, сырой болотистый лес в пойме ручья, 10 VIII 1976, № 209	1	34—35 34+0—1B	2n=34 (Аверьянов, 1977) 2n=34, 35—36 (Moore, 1973) 2n=36—38 (Соколовская, 1972) n=17+0—5B (Moore, 1974) 2n=34, 37, 39 (Moore, 1977) 2n=34, 32, 36, 38, 40, 42 (Löve A., D. Löve, 1961; ХЧЦР, 1969) 2n=34+ +0—8B (34—42) (Löve A., D. Löve, 1975)
2	Окр. дер. Кузино, разреженный хвойный лес по коренному берегу р. Юг, 12 VIII 1976, № 210	1	34	
3	У с т ю ж е н с к и й р-н, около 5 км выше по р. Молога от г. Устюжна, заболоченный луг в смешанном лесу, 4 VIII 1975, № 72	1	38 (34+4B)	
	Ленинградская обл.			
4	Л о м о н о с о в с к и й р-н, окр. дер. Глядино, ключевое известковое болото (*Schoenus ferrugineus*, *Pinguicula vulgaris*, *Primula farinosa*), 28 VI 1977, № 262	1	34	
5	Л у ж с к и й р-н, около 3 км Ю-З г. Луга, низинное болото по берегу озера (*Baeothryon alpinum*, *Thelypteris palustris*, *Menyanthes trifoliata Peucedanum palustre*, ивы, береза), 24 VI 1976, № 110	1	34	
6	Т о с н е н с к и й р-н, около 6 км Ю пос. Лисино-Корпус, пойма р. Сердце, сырой разнотравный луг, 18 VII 1975, № 49	1	34	
7	Окр. пос. Лисино-Корпус, пойма р. Лустовки, разнотравный луг, 23 VII 1975, № 58	1	36 (34+2B)	
	Окр. д. Муя, разреженный сухой березовый лес, 25 VI 1976, № 113	1	34	

№ популяции	Районы исследований и местообитания растений, дата сбора, № образца	Число изученных образцов	2n	Литературные данные
	Новгородская обл.			
9	Чудовский р-н, окр. ст. Дубцы (пересечение Московской ж. д. с р. Волхов), суходольный разнотравный луг, 2 VII 1976, № 135	1	34—35 (34+0—1B)	
	Псковская обл.			
10	Печорский р-н, около 3 км С пос. Старый Изборск, ключевое болото, 22 VI 1976, № 169	1	34	
11	Пустошкинский р-н, окр. пос. Алоль, сыроватый смешанный лес в пойме ручья близ оз. Теляжного, 25 VII 1976, № 186	1	34	
	Orchis militaris L. (рис. 1, *Б*, *о*; рис. 3, *4*)			
	Ленинградская обл.			
1	Гатчинский р-н, окр. ст. Елизаветино, щебнисто-известковый суходольный луг, 15 VI 1976, № 98	1	42	2n=20, 42 (ХЧЦР, 1969) 2n=42 (Löve A., D. Löve, 1961)
	Platanthera bifolia (L.) Rich. (рис. 1, *А*, *а*; рис. 2; рис. 3, *7*; рис. 4, *б*)			
	Вологодская обл.			
1	Велико-Устюгский р-н, около 4 км восточнее дер. Карасово, сырой болотистый лес в пойме ручья, 10 VIII 1976, № 206	1	42	2n=42 (Löve A., D. Löve, 1961; ХЧЦР, 1969; Аверьянов, 1977)
2	По правому коренному берегу р. Юг близ впадения р. Лузы, елово-березовый зеленомошный лес, 19 VIII 1976, № 216	1	42	
	Устюженский р-н, окр. дер. Мережа, сосново-березовый зеленомошный травянистый лес, 11 VIII 1975, № 78	1	42	
	Ленинградская обл.			
4	Сестрорецкий р-н г. Ленинграда, близ впадения Черной речки в оз. Разлив, сыроватые лужайки в березняке, 29 VI 1976, № 133	1	42	
5	Тосненский р-н, около 6 км Ю пос. Лисино-Корпус, пойма р. Сердце, старый смешанный лес (осина, ель, *Rubus saxatilis* L., *Convallaria majalis* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schm.), 18 VII 1975, № 48	1	42	
	Новгородская обл.			
6	Чудовский р-н, окр. ст. Дубцы (пересечение Московской ж. д. с р. Волхов), редкий старый лиственный лес, 2 VII 1976, № 137	1	42	

№ популяции	Районы исследований и местообитания растений, дата сбора, № образца	Число изученных образцов	2n	Литературные данные
	Псковская обл.			
7	Печорский р-н, около 3 км С пос. Старый Изборск, разнотравный луг по краю ключевого болота, 22 VII 1976, № 172	1	40	
	Карельская АССР			
8	Лоухский р-н, о. Средний в Белом море, сырой склон, редкий молодой осинник (*Trollius europaeus*, *Geranium sylvaticum*), 8 VII 1976, № 141	1	42	
	Platanthera chlorantha (Cust.) Reichb. (рис. 1, *А*, *ж*; рис. 3, *2*)			
	Ленинградская обл.			
1	Ломоносовский р-н, окр. дер. Глядино, разнотравный луг (*Geranium pratense*, *Crepis paludosa* (L). Moench, *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill, *Trollius europaeus*), 28 VI 1977, № 247	4	42	2n=42 (Löve A., D. Löve, 1961; ХЧЦР, 1969)

На существование растений с соматическим числом 2n=110 у *D. maculata* указывал Клифуис (Kliphuis, 1963). Единственный экземпляр растения такого типа был найден нами в тетраплоидной популяции. Вероятно, эта форма возникла при гибридизации тетраплоидов с растениями еще большей плоидности (2n=120), образовавшимися на базе тетраплоидов путем полиспермии (Hagerup, 1944). На территории Нидерландов такие растения были обнаружены (Kliphuis, 1963) в природных популяциях *D. maculata*.

В северных областях *D. maculata* практически полностью представлен тетраплоидами (Аверьянов, 1979), что вполне согласуется с общей тенденцией распространения полиплоидных видов растений (Соколовская, 1963; Соколовская, Стрелкова, 1940, 1960, 1962).

Многие популяции *D. incarnata* на исследованной территории содержат значительный процент триплоидов. Нередко эти растения отличаются от типичной формы *D. incarnata* (2n=40) более крупной губой цветка, более широкими и чаще пятнистыми листьями. Как правило, растения такого типа полностью стерильны. Эти особенности дают основание исследователям считать такие формы гибридами *D. incarnata* (2n=40) с тетраплоидными формами (2n=80) *D. maculata* (Petterson, 1947). Этот автор отмечает, что отдельные морфологические типы такого гибридного комплекса в прошлом описывались как самостоятельные таксономические единицы.

Однако нередко полное отсутствие тетраплоидных видов вблизи исследуемых популяций *D. incarnata* (2n=40) и вместе с тем наличие относительно большего числа триплоидов заставляет предполагать возможность спонтанного изменения уровня плоидности. Триплоиды образуются в этом случае либо путем полиспермии, как это было показано для *D. maculata* Хагерупом (Hagerup, 1944), либо путем оплодотворения

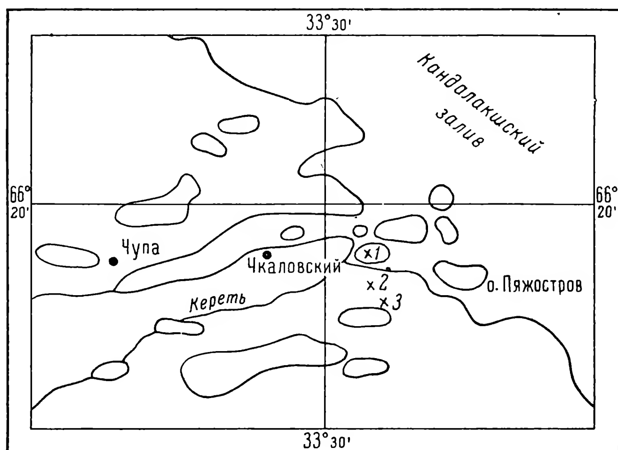


Рис. 2. Места сбора растений на территории Карельской АССР.

1 — *Listera cordata* (L.) R. Br. (популяции 2, 3), *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm. (1, 2), *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (8), *Goodyera repens* (L.) R. Br. (1), *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (9); *2* — *Dactylorhiza maculata* (10); *3* — *Goodyera repens* (2), *Corallorhiza trifida* Chatel. (1), *Listera cordata* (4), *Dactylorhiza maculata* (11).

нередуцированной диплоидной яйцеклетки, что вероятно у растений, потенциально способных к апомиксису (Хохлов, 1965; Хохлов и др., 1976). Подобное явление спонтанных изменений плоидности в популяциях, возможно, наблюдается у ряда растений (Тумаджанов и др., 1972; Gadella, 1977). Изменение признаков растений в этом случае объясняется изменением дозы гена 2n → 3n, как, например, это было показано на гомозиготных линиях земляники Н. М. Иркаевой (1966).

Гибридизация *D. incarnata* с 80-хромосомными формами *D. maculata*, видимо, редкое явление, гибридные растения редки и единичны (Heslop-Harrison, 1954).

В одной из популяций *D. incarnata* из Псковской обл. нами был отмечен необычно сильный полиморфизм. Наряду с триплоидами в данной популяции были обнаружены также и тетраплоидные растения (2n=80). Резко сниженная фертильность таких растений отрицает их биологическую самостоятельность. Можно предположить, что они произошли путем автополиплоидии на базе диплоидной *D. incarnata*. Показано, что пониженная фертильность, обусловленая аномалиями при растягивании тетравалентов в мейозе, характерна для тетраплоидов, не прошедших длительный отбор на плодовитость (Навашин, 1957; Дубинин, Щербаков, 1965; Хохлов и др., 1976).

Gymnadenia conopsea не является полностью гомогенным видом и проявляет в пределах своего ареала географическую и экологическую изменчивость (Soó, 1969; Цвелев, 1970; Смольянинова, 1976). Наиболее интересным дериватом этого вида на территории Ленинградской обл. и Прибалтики является *G. conopsea* ssp. *densiflora* (Wahl.) E. G. et A. Camus, произрастающая на ключевых известняковых болотах. Н. Н. Цвелев (1970) на основании литературных данных (Löve A., D. Löve, 1961) предположил, что этот таксон произошел путем аллополиплоидии на базе гибридов *G. conopsea*×*G. odoratissima* (L.) Rich. Однако исследование растений, произрастающих в истоках р. Шингарки и определяемых этим автором как *G. conopsea* ssp. *densiflora*, показало отсутствие среди них тетраплоидов. С одной стороны, невыраженность морфологических признаков этой группы вызывает сомнения в ее таксономической самостоятельности, с другой — отсутствие промежуточных форм (в частности по признаку аромата цветков) между *G. conopsea* ssp. *densiflora* и типовым подвидом свидетельствует о наличии возможной генетической изоляции подвида. Появление тетраплоидов в популяциях этого вида (Heusser, 1938; Groll,

1965; Wegener, 1966), видимо, не ведет к таксономической дифференциации.

Для видов рода *Listera* отмечено присутствие в кариотипе значительного числа В-хромосом. Число хромосом у *L. ovata* колебалось в пределах 2n=34+0—4B, у *L. cordata* — 2n=34+0—9B. Такой размах изменчивости чисел хромосом *L. cordata* обнаружен впервые. Возможно, В-хромосомы проявляются за счет отщепления фрагментов от основных хромосом кариотипа (Meili-Frei, 1965). Число В-хромосом варьировало как у отдельных экземпляров, так и в клетках одного корня. Наши наблюдаения согласуются с данными других исследователей (Garbari, 1972; Tanaka, Matsuda, 1974) об отсутствии влияния В-хромосом на морфологические признаки растения.

Кроме того, для *L. cordata* в одном случае было зафиксировано число 2n=66. Появление такого числа хромосом можно, видимо, объяснить отдельной геномной мутацией, приводящей к образованию участка химерной ткани (соматическая полиплоидия). Поскольку такое явление отмечалось М. У. Аллояровым (1972) у *Rheum* L., Е. Я. Мирошниченко и И. В. Аврасиной (1975) у *Poa pratensis* L., П. Г. Жуковой и др. (1977) у *Salix polaris* Wahlb., оно, вероятно, не является редким.

Необычная форма *Platanthera bifolia* с числом хромосом 2n=40 была нами найдена в Псковской обл. На этом примере видно, что таксоны, характеризующиеся отсутствием кариотипического полиморфизма, при более обширном исследовании его обнаруживают. По внешней морфологии, степени развития завязи и отдельных семяпочек 40-хромосомное растение не отличалось от нормальных форм (2n=42). Можно предположить, что утрата двух хромосом в кариотипе этого вида, вероятно, не ведет к резкому снижению жизнеспособности.

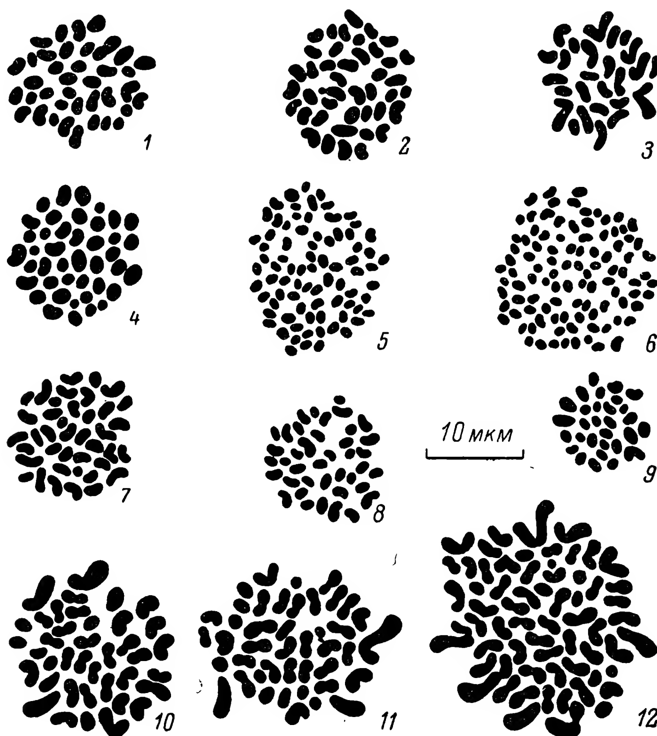


Рис. 3. Рисунки метафазных пластинок 2n в меристеме корня представителей сем. *Orchidaceae*.

1 — *Corallorhiza trifida* (2n=38), *2* — *Platanthera chlorantha* (2n=42), *3* — *Liparis loeselii* (2n=26), *4* — *Orchis militaris* (2n=42), *5* — *Dactylorhiza incarnata* (2n=80), *6* — *D. maculata* (2n=100), *7* — *Platanthera bifolia* (2n=40), *8* — *Gymnadenia conopsea* ssp. *densiflora* (2n=40) *9* — *Goodyera repens* (2n=30), *10*, *11*, *12* — *Listera cordata* (2n=39, 43, 66).

Хромосомные числа большинства изученных видов семейства *Orchidaceae*, произрастающих на исследованной территории, не отличаются от чисел, приводимых в литературе.

Выражаем глубокую благодарность А. П. Соколовской за постоянное внимание и помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Аверьянов Л. В. (1977). Хромосомные числа некоторых видов сем. *Orchidaceae* для Ленинградской и Вологодской областей. Бот. ж., 62, 4. — Аверьянов Л. В. (1979). О внутривидовой структуре таксона *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó s. l. сем. *Orchidaceae*. Бот. ж., 64, 4. — Аллояров М. У. (1972). Кариологическое исследование среднеазиатских видов *Rheum* L. Бот. ж., 57, 9. — Дубинин Н. П., В. К. Щербаков. (1965). Теоретические вопросы и достижения при использовании полиплоидии в селекции растений. В кн.: Полиплоидия и селекция. М. — Жукова П. Г., А. Д. Тихонова. (1971). Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки. I. Бот. ж., 56, 6. — Жукова П. Г., А. А. Коробков, А. Д. Тихонова. 1977. Хромосомные числа некоторых видов растений востока арктической Якутии. Бот. ж., 62, 2. — Иркаева Н. М. (1966). Проявление эффекта триплоидии на ранних фазах онтогенеза у земляники *Fragaria vesca* L. Генетика, 2, 2. — Красноборов И. М., Т. С. Ростовцева. (1975). Числа хромосом некоторых видов растений на Юге Сиибри. Бот. ж., 60, 6. — Крогулевич Р. Е. (1976). Числа хромосом некоторых видов растений Тункинских альп (Восточный Саян). Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 3, 15. — Мирошниченко Е. Я., И. В. Аврасина. (1975). Кариологический полиморфизм сибирских биотипов мятлика лугового *Poa pratensis* L. Генетика, 11, 3 — Навашин М. С. (1957). Хромосомы и видообразование. Бот. ж., 42, 11. — Ростовцева Т. С. (1977). Числа хромосом некоторых видов растений юга Сибири. Бот. ж., 62, 7. — Смольянинова Л. А. (1976). Сем. *Orchidaceae* — ятрышниковые. Флора европейской части СССР, 2. — Соколовская А. П. (1963). Географическое распространение полиплоидных видов растений (исследование флоры полуострова Камчатка). Вестн. ЛГУ, сер. биол., 15. — Соколовская А. П. (1972). Кариологическая характеристика представителей флоры Ленинградской области. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 21. — Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. (1940). Кариологическое исследование высокогорной флоры Главного Кавказского хребта и проблема географического распределения полиплоидов. ДАН СССР, 29, 5—6. — Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. (1960). Географическое распределение полиплоидных видов растений в Евразиатской Арктике. Бот. ж., 45, 3. — Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. (1962). О закономерностях географического распространения полиплоидных видов растений. В кн.: Полиплоидия у растений. М. — Тумаджанов И. И., Р. К. Беридзе, А. И. Погосян. (1972). Опыт анализа популяций *Veronica gentianoides* Vahl. s. l. по профилю гор Малого Кавказа. Бот. ж., 57, 12. — Хохлов С. С. (1965). Полиплоидия и апомиксис у покрытосемянных растений. В кн.: Полиплоидия и селекция. — Хохлов С. С., В. С. Тырнов, Е. В. Гришина. (1976). Гаплоидия и селекция. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Цвелев Н. Н. (1970). О некоторых более редких растениях европейской части СССР. Нов. сист. высш. раст., 6. — Gadella W. J. (1977). Cytotaxonomic studies in *Stellaria graminea* L. in the Netherlands. Proc. Kon. ned. acad. Wetensch., 3. — Garbari F. (1971/1972). — B-chromosomes in *Listera ovata* (L.) R. Br. (*Orchidaceae*), Preliminary observations in Italian populations. Inform. bot. ital., 3, 3. — Groll M. (1965). Fruchtansatz, Bestänbung und Merknalsanalyse bei diploiden und polyploiden sippen von *Dactylorchis* (*Orchis*) *maculata* und *Gymnadenia conopsea*. Österr. bot. Zs., 112, 5. — Hagerup O. (1944). On fertilization, polyploidy and haploidy in *Orchis maculatus* L. sen. l. Dansk. bot. ark., 11, 5. — Heslop-Harrison J. (1954). A synopsis of the dactylorchids of the British Isles. Ber. Geobot. Forschung. — Heusser C. (1938). Chromosomen erhältnisse bei schweizerischen basitonen Orchideen. Ber. Schweiz. Bot. Ges., 48. — Kliphuis E. (1963). Cytological observations in relation to the taxonomy of the orchids of the Netherlands. Acta. bot. Neerl., 12, 2. — Löve A., D. Löve. (1961). Chromosome numbers of central and Northwest european plant species. — Löve A., D. Löve. (1975). Cytotaxonomical Atlas of the Arctic Flora. — Meili-Frei E. (1965). Cytogenetik und Cytotaxonomie einhemischer Arten von *Epipactis*, *Listera*, *Neottia* (*Orchidaceae*). Ber. Schweiz. Bot. Ges., 75. — Moore P. J. (1973). Index to plant chromosome numbers 1967—1971. — Moore R. J. (1974). Index to plant chromosome numbers for 1972. — Moore R. J. (1977). Index to plant chromosome numbers for 1973/74. — Petterson B. (1947). On some hibrid populations of the *Orchis incarnata*×*maculata* in Gotland. Svensk. Bot. Tidskr., 41, 1. — Skalinska M. (1974). Further studies in chromosome numbers of Polish Angiosperms. Acta biol. Crac., ser. bot., 17, 2. — Soó R. (1969). A short survey of the *Orchids* of the Soviet Union. Ann. niv. Sci. Budapesti, sect. biol., 11. — Tanaka R., T. Matsuda. (1972). A high occurence of accessory chromosomal

type in *Tainia laxifolia*, *Orchidaceae*. Bot. Mag. Tokyo, 85, 997. — Vermeulen P. (1938). Chromosomes in *Orchis maculata*. J. Bot., 59. — Wegener K. A. (1966). Ein Beitrag zur zytologia von Orchideen aus dem Gebiet der DDR. Wiss. Zschr. Ernst—Martiz—Arndt—Univ. Greifswald, mat.—nat. reihe, 15.

Ленинградский государственный университет.

Получено 14 IV 1978.

УДК 631.175 : 581.526.53 : 581.55 (282.6) (282.254.43)

Н. А. Яруллина

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПЕРВИЧНОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ В ПУСТЫННЫХ СООБЩЕСТВАХ ДЕЛЬТЫ ТЕРЕКА

N. A. JARULLINA. PECULIARITIES OF THE FORMATION OF PRIMARY BIOLOGICAL PRODUCTIVITY IN DESERT COMMUNITIES OF THE TEREK RIVER DELTA

Дана характеристика четырех основных пустынных сообществ дельты Терека. Выявлены особенности сезонной и разногодичной динамики формирования надземной и подземной фитомассы и общего запаса растительного вещества в зависимости от почвенно-климатических условий. Установлены коррелятивные связи между накоплением зеленой фитомассы в весенний период, количеством осадков за январь—апрель и среднемесячными температурами воздуха в апреле, а в летний период — со среднемесячными температурами воздуха за апрель—июль и количеством осадков за первое полугодие. Выявлено преобладание подземной фитомассы над зеленой во влажном году в 2.1—10 раз, в засушливом — в 2.2—35 раз.

Изучение первичной биологической продуктивности пустынных сообществ дельты Терека проводилось в 1973—1975 гг. и было направлено на выявление особенностей сезонной и разногодичной динамики формирования надземной и подземной фитомассы, а также общего запаса растительного вещества в связи с почвенно-климатическими условиями. В Дагестане до последних лет продуктивность изучалась в основном только с узко практической точки зрения с целью определения урожайности пастбищ и сенокосов, а также их питательной ценности (Тагирова, Волкова, 1957; Волкова, Шифферс, 1960; Суховерко, 1960; Чиликина, 1960; Унчиев, 1960).

В качестве объектов изучения нами были выбраны четыре сообщества, относящиеся к наиболее распространенным пустынным фитоценозам дельты Терека.

I. Примитивные неустойчивые группировки. Характерной особенностью этих группировок являются пятнистость и комплексность в распределении солевыносливых растений из семейства маревых — *Petrosimonia brachiata* (Pall.) Bunge, *P. oppositifolia* (Pall.) Litv., *P. triandra* (Pall.) Sim., *Climacoptera crassa* (Bieb.) Botsch., *Salsola dendroides* Pall., *Atriplex lasiantha* Boiss., из разнотравья — *Seriphidium tauricum* (Willd.) Poljak., *Limonium mejeri* (Boiss.) Kntze.[1] Данная группировка — первое промежуточное звено в ряду пустынных фитоценозов (Чиликина, 1960; Чиликина и др., 1962).

II. Эфемерово-петросимониевая ассоциация (Petrosimonia brachiata+Ephemerae) относится к формации однолетне-солянкового комплекса.[2] Эта формация — второе звено в пустынном ряду

[1] Латинские названия растений даны по «Своду дополнений и изменений к „Флоре СССР“, тт. I—XXX» С. К. Черепанова (1973).

[2] Термин «комплекс» мы употребляем, как Л. Н. Чиликина и др. (1962), в качестве синонима «микрокомплекса» (Левина, 1958) и различаем отдельные виды комплексов по преобладающим в них эдификаторам ассоциаций.

или промежуточное между примитивными неустойчивыми группировками и многолетнесолянковым комплексом. В ней ясно различаются отдельные фитоценозы, распределение которых связано с микрокомплексностью территорий, недавно вышедших из-под морских вод.

III. Эфемерово-петросимониево-карганная[3] ассоциация (Salsola dendroides+Petrosimonia brachiata+Ephemerae).

IV. Эфемерово-полынно-карганная ассоциация (Salsola dendroides+Seriphidium tauricum+Ephemerae). Две последние ассоциации относятся к многолетнесолянковому комплексу. Они формируются на речных и морских террасах, в пределах обширных межрусловых понижений.

Согласно карте засоления почв дельты Терека (Добровольский и др., 1975), почвы I, II и IV сообществ мы относим к солончакам приморским с поверхностным засолением сульфатно-хлоридного типа. Территория сообщества III по своему генезису считается наиболее древней, освободившейся сравнительно давно от вод Каспийского моря, и относится к западному древнедельтовому почвенно-геоморфологическому району.

Учет надземной фитомассы проводили методом пробных площадок размером в 1 м^2 по трем периодам года (весна, лето, осень). Травостой срезали на уровне поверхности почвы. Всю срезанную массу распределяли на фракции (эфемеры, злаки, разнотравье, солянки однолетние), а также выделяли доминирующие виды растений. Все полученные данные подвергали статистической обработке: определяли стандартные отклонения, коэффициенты корреляции между объемом зеленой фитомассы и количеством осадков, температурой воздуха, степенью засоленности почвы. Одновременно с учетом надземной фитомассы производили учет подземной фитомассы методом монолитов (Шалыт, 1950) размерами 25×25 см по генетическим горизонтам до глубины 50 см в двухкратной повторности.

Пустынные сообщества дельты Терека слагаются различными по ритму развития видами, что определяет специфические особенности сезонного нарастания фитомассы.

Продуктивность примитивной неустойчивой группировки (I). В весенний период наибольшая величина зеленой массы[4] была в 1975 г. — 9.39 ц/га (см. таблицу). Преобладающую роль в ней играли эфемеры и эфемероиды, доля которых составляла 75%. В 1973 г. в связи с исключительной засушливостью осени предыдущего года и весеннего периода эфемеры почти не развивались.

Следует отметить, что динамика накопления фитомассы в весенний период во всех рассматриваемых сообществах определяется участием синузии эфемеров и эфемероидов. Среди эфемеров наиболее распространены *Alyssum desertorum* Stapf, *Cerastium balearicum* F. Herm., *C. pumilum* Curt., *Eremopyrum triticeum* (Gaertn.) Nevski, *E. orientale* (L.) J. et Sp., *Trigonella arcuata* C. A. M., *T. monspeliaca* L., *Veronica arvensis* L., *V. verna* L., *Arabiodopsis thaliana* (L.) Heynh., *Myosotis stricta* Link ex Roem. et Schult., *Lamium amplexicaule* L., *Phleum paniculatum* Huds., *Erodium cicutarium* (L.) L'Her., из эфемероидов — *Poa bulbosa* L. В отдельные теплые осенние месяцы (например, сентябрь 1975 г., когда абсолютный максимум температуры доходил до +35° C) наблюдалось массовое возобновление роста *Poa bulbosa*, видов *Eremopyrum* и др. В некоторые теплые годы рост продолжается и зимой, а с наступлением весны, с середины марта, идет бурное нарастание ценной питательной массы. Эфемеровое разнотравье в зависимости от условий весны зацветает в марте—первой декаде апреля и отмирает в первой декаде мая, *Poa bulbosa* цветет в конце апреля—первой декаде мая, плодоносит в первой половине июня. Фитомасса эфемерового травостоя и участие его во всей зеленой массе зависит главным образом от обилия осадков в осенне-весенний период и динамики

[3] В нашей работе «карганом» именуется для краткости солянка древовидная *Salsola dendroides* Pall. (Рачковская, 1956; Чиликина, 1960; Бейдеман, 1962; Рахманина, 1962).

[4] Величина зеленой массы дается в воздушно-сухом весе.

нарастания температуры весной. В целом же эфемеры дают незначительную массу, но они играют большую роль в весенний период как высокобелковый витаминный корм.

Количество зеленой массы в летний период 1973 г. было высоким — 32 ц/га, что связано с резким возрастанием продукции *Petrosimonia* (до 27.6 ц/га). В 1974 г. очень засушливое лето обусловило слабое развитие *Petrosimonia* и видов разнотравья, что сказалось на снижении зеленой массы более чем в 3 раза. В 1975, г., когда количество весенне-летних осадков и температура были более благоприятными для *Petrosimonia*, ее фитомасса почти достигла уровня 1973 г., в результате чего вся зеленая масса сообщества возросла до 26.2 ц/га. К осеннему периоду во все годы величина зеленой массы возрастала, что можно отнести в основном за счет *Petrosimonia*. В результате осенью наибольшая фитомасса, как и в летний период, отмечена в 1973 г. (46.7 ц/га), а в 1974 и 1975 гг. она была в 1.5 раза ниже.

Продуктивность эфемерово-петросимониевой ассоциации (II) изучалась в 1974 и 1975 гг. В целом это сообщество низкопродуктивное и бедное по видовому составу. В 1974 г., когда осадков за январь—апрель выпало только 39.7 мм, а среднемесячная температура воздуха в апреле была всего +9.2° С, эфемеры развивались очень слабо и в целом зеленая масса сообщества была низкой — 4.76 ц/га. Из них на эфемеры приходилось 1.7 ц/га. Полынь таврическая и виды петросимонии в этот период находились в фазе начального отрастания и всходов. В 1975 г., когда только за период январь—апрель выпало 67.9 мм осадков, а средняя температура апреля была на 3.2° С выше, чем в 1974 г., эфемеровая растительность развивалась значительно лучше и зеленая масса ее достигла 5.44 ц/га.

В летний период продолжался интенсивный рост видов петросимонии и зеленая масса их ежегодно накапливалась в зависимости от степени сезонного увлажнения. Количество осадков в мае—августе 1974 и 1975 гг. составило соответственно 139.4 и 40.5 мм. Следовательно, по сравнению с весенними месяцами летний период в 1975 г. был более засушливым, влажность почвы в слое 0—10 см была всего 1.4%, чему способствовала и более высокая температура. В таких условиях к середине лета 1975 г. зеленая масса видов *Petrosimonia* была почти вдвое меньше, чем в 1974 г., и, следовательно, продукция зеленой массы сообщества в 1975 г. была также в 2 раза ниже.

Осенний период для накопления фитомассы наиболее благоприятен, и надземная, и подземная масса в большинстве случаев достигают максимума. В 1974 г. зеленая масса видов *Petrosimonia* возросла до 15.8 ц/га. К осени 1975 г. зеленая масса *Petrosimonia* из-за засухи возросла незначительно. *Seriphidium tauricum* не дала заметного различия по годам и масса ее была низкой.

Продуктивность эфемерово-петросимониево-карганной ассоциации (III). Величина зеленой массы эфемеров по годам колеблется от 3.27 до 5.70 ц/га. В 1973 г., когда весна была теплой (за январь—апрель выпало 123.4 мм осадков), разнотравье занимало преобладающее место и масса его составила 9.26 ц/га. В 1974 г. за весенний период осадков выпало вдвое меньше, эфемеры отрастали слабо и зеленая масса их составила 3.27 ц/га. Другие виды растений также не обнаружили сильного роста. В 1975 г. холодная и очень ветреная весна с малым количеством осадков в сочетании с засухой предыдущего года оказались исключительно неблагоприятными для роста доминирующих видов растений, кроме эфемеров. Поэтому *Petrosimonia* и виды разнотравья не дали к апрелю почти никакого прироста.

В летний период 1973 г. снижение количества осадков, непрерывное повышение температуры воздуха вызывают подтягивание легкорастворимых солей к верхним слоям почвы (в слое 0—20 см ионов хлора было 18.0 мг-экв), что приводит к уменьшению зеленой фитомассы разнотравья (*Limonium mejeri*, *Seriphidium tauricum* и др.). В этот период зеленая

Сезонная динамика фитомассы в пустынных сообществах дельты Терека (ц/га воздушно-сухого веса)

Год	Виды и группы растений	Примитивные неустойчивые группировки			Эфемерово-петросимониевая ассоциация			Эфемерово-петросимониево-карганная ассоциация			Эфемерово-полынно-карганная ассоциация		
		апрель	июль	сентябрь	апрель	июль	сентябрь	апрель	июнь	сентябрь	апрель	август	сентябрь
1973	*Salsola dendroides*	—	—	—	—	—	—	0	12.5	11.6	0.53	5.00	16.7
	Alchagi pseudoalchagi	—	—	—	—	—	—	0	9.34	12.1	—	—	—
	Seriphidium tauricum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.06	2.7	13.5
	Виды *Petrosimonia*	2.93	27.6	45.9	—	—	—	5.34	18.7	17.5	0.70	13.5	12.3
	Остальные виды разнотравья *	1.46	4.39	0.83	—	—	—	9.26	4.62	43.8	—	—	—
	Эфемеры	0.86	0	0	—	—	—	4.99	0	0	4.54	0	0
	Вся зеленая масса	5.25	32.0	46.7	—	—	—	19.6	45.2	85.0	6.83	21.2	42.5
	Мертвая растительная масса	10.1	19.7	11.5	—	—	—	43.5	44.3	40.1	20.2	6.57	9.39
	Вся надземная фитомасса	15.3	51.7	58.2	—	—	—	63.1	89.5	125.0	27.1	27.8	51.9
	Подземная фитомасса	40.8	72.5	144.0	—	—	—	55.0	428.0	180.0	69.1	145.0	111.0
	Общий запас растительного вещества	56.2	124.0	202.0	—	—	—	118.0	518.0	305.0	96.2	173.0	163.0
1974	*Salsola dendroides*	—	—	—	—	—	—	0	6.50	14.0	0	14.2	6.87
	Alchagi pseudoalchagi	—	—	—	—	—	—	0	2.46	8.24	—	—	—
	Seriphidium tauricum	—	—	—	1.29	1.35	2.03	—	—	—	2.50	4.31	6.17
	Виды *Petrosimonia*	0	8.45	30.5	1.77	6.24	15.8	1.25	8.01	12.9	0	3.26	6.17
	Остальные виды разнотравья	0.54	1.12	1.06	—	—	—	1.40	4.75	1.73	—	—	—
	Эфемеры	3.37	0	0	1.70	—	—	3.27	0	0	0.94	0	0

* *Seriphidium tauricum* (Willd.) Poljak, *Limonium mejeri* Boiss.) Kntze, *Bassia sedoides* (Pall.) Aschers, *Artemisia repens* Pall. ex Willd., *Atriplex lasiantha* Boiss., *Galium transcaucasicum* Stapt, *Sisymbrium loiselii* L.

Год	Виды и группы растений	Примитивные неустойчивые группировки			Эфемерово-петросимониевая ассоциация			Эфемерово-петросимониево-карганная ассоциация			Эфемерово-полынно-карганная ассоциация		
		апрель	июль	сентябрь	апрель	июль	сентябрь	апрель	июнь	сентябрь	апрель	август	сентябрь
1975	Вся зеленая масса	3.91	9.57	31.6	4.76	7.59	17.8	5.92	21.7	36.8	3.44	21.8	16.6
	Мертвая растительная масса	25.1	6.35	6.17	8.47	5.78	10.8	35.8	27.8	32.4	8.18	7.97	5.29
	Вся надземная фитомасса	29.0	15.9	37.8	13.2	13.4	28.6	41.7	49.5	69.2	11.6	29.8	21.9
	Подземная фитомасса	53.2	121.0	188.0	40.7	75.7	105.0	54.7	146.0	116.0	121.0	178.0	161.0
	Общий запас растительного вещества	82.8	137.0	226.0	53.9	89.0	134.0	96.4	195.0	185.0	139.0	208.0	183.0
	Salsola dendroides	—	—	—	—	—	—	0	11.3	17.0	0.50	13.8	7.22
	Alchagi pseudoalchagi	—	—	—	—	—	—	0	3.24	2.16	—	—	—
	Seriphidium tauricum	—	—	—	0.64	1.13	1.29	—	—	—	1.80	2.00	2.70
	Виды *Petrosimonia*	0.97	22.5	30.2	0.18	3.38	5.62	0	6.26	4.80	0.11	2.61	2.70
	Остальные виды разнотравья	1.39	3.7	4.54	—	—	—	0.55	0.93	1.33	—	—	—
	Эфемеры	7.03	0	0.02	5.44	0	0	5.70	0	0.17	6.30	0	0
	Вся зеленая масса	9.39	26.2	34.8	6.26	4.51	6.91	6.27	21.7	25.4	8.71	18.4	10.8
	Мертвая растительная масса	3.32	1.74	2.86	4.82	5.06	4.78	16.4	15.3	13.7	5.60	4.63	3.68
	Вся надземная фитомасса	12.7	27.9	37.7	11.1	9.57	11.7	22.7	37.0	39.2	14.3	23.0	14.5
	Подземная фитомасса	211.0	120.0	100.0	117.0	85.6	111.0	184.0	200.0	229.0	240.0	123.0	111.0
	Общий запас растительного вещества	224.0	148.0	138.0	128.0	95.2	123.0	207.0	237.0	268.0	254.0	146.0	125.0

масса *Alchagi pseudoalchagi* возросла до 9.34 ц/га, *Petrosimonia* и *Salsola dendroides* — до 31.2 ц/га. В 1974—1975 гг. максимум зеленой массы *Alchagi pseudoalchagi* был отмечен в августе, когда растения находились в фазе плодоношения. Зеленая масса разнотравья нарастала еще меньше. Виды *Petrosimonia* и *Salsola dendroides* развивались в этих условиях интенсивно, как и в 1973 г. Общая зеленая масса сообщества в засушливые годы была в полтора раза меньше, чем в 1973 г.

Характерной особенностью осеннего периода 1973 г. было более резкое увеличение зеленой массы — до 85 ц/га, т. е. почти вдвое по сравнению с летним периодом. В последующие годы зеленая масса сообщества осенью была значительно ниже, чем в 1973 г. Зеленая масса всего сообщества в 1973 г. увеличилась почти в 10 раз, что произошло в результате бурного роста видов разнотравья, но в засушливые годы наблюдалось ее уменьшение. Масса *Alchagi pseudoalchagi* в 1973 г. достигла своего максимума в сентябре (12.1 ц/га), а в 1974 г. она была на уровне летней величины. В 1975 г. листья *Alchagi pseudoalchagi* осыпались уже летом и ее масса снизилась до 2.16 ц/га. Зеленая масса *Petrosimonia* в 1973 г. и осенью оставалась на уровне летнего периода. В 1974 г. ее масса к осени увеличилась в полтора раза, а в 1975 г. из-за пересыхания верхнего горизонта почвы, наоборот, уменьшилась во столько же раз. *Salsola dendroides* в 1973 г. не дала прироста, и величина зеленой массы ее оставалась на уровне летних месяцев. В последующие два года масса ее заметно возросла (с 6.50 до 14.0 ц/га в 1974 г. и с 11.3 до 17.0 ц/га в 1975 г.).

Продуктивность эфемерово-полынно-карганной ассоциации (IV) в весенний период в 1973 и 1975 гг. составила 6.8—8.7 ц/га, из которых на эфемеры и эфемероиды приходилась бо́льшая часть (4.5—6.3 ц/га). Этому способствовали обильные зимне-весенние осадки (за январь—апрель выпало 94.5—68.0 мм). *Climacoptera crassa*, *Petrosimonia brachiata* и *Seriphidium tauricum* находились в фазе отрастания. Весна 1974 г. была очень засушливой. После выпавших в январе осадков (21 мм) в последующие 3 месяца снега и дождей почти не было, поэтому эфемеры развивались слабо и их масса была 0.94 ц/га. Зеленая масса *Seriphidium tauricum* составляла 2.5 ц/га. В летний период соотношение зеленой массы по группам резко меняется. Зеленая масса *Petrosimonia* хотя и возрастает, но увеличение от 1973 к 1975 г. сокращается. В 1973 г. она равнялась 13.5 ц/га, в следующий год не превышала 3.26 ц/га, а в 1975 г. была еще меньше.

Весьма характерно в этой ассоциации развитие *Salsola dendroides* в зависимости от погодных условий. При более прохладном начале лета 1973 г. с обильными июньскими дождями (57 мм) вегетационный период ее затянулся, зеленая масса к августу была 5 ц/га, а максимума она достигла только в сентябре. Увеличение вегетационного периода *Salsola dendroides* в 1973 г. вызвано было еще и тем, что грунтовые воды залегали выше (230 см), чем в последующие годы. В 1974 г. с жарким летом и меньшим количеством осадков (7—19 мм) максимальная величина ее отмечалась в августе. Накопление зеленой массы *Salsola dendroides* в 1974 и 1975 гг. происходило в условиях повышенного по сравнению с 1973 г. содержания сухого остатка и ионов хлора в почвенном растворе.

Темпы накопления зеленой массы *Petrosimonia* и *Salsola dendroides* сильно различаются: в условиях влажного 1973 г. к августу масса *Petrosimonia* почти в 3 раза превосходила массу *Salsola dendroides*, в 1974 и 1975 гг., наоборот, масса *Salsola dendroides* превышала в 4.5—5 раз массу *Petrosimonia*. Общая зеленая масса в осенний период 1973 г. возросла вдвое по сравнению с летом, достигнув 42.5 ц/га. В последующие годы величина ее была в 3—4 раза меньше, чем в 1973 г. Это объясняется тем, что лето в 1974 и 1975 гг. было сухое и *Salsola dendroides* рано закончила вегетацию. Зеленая масса *Petrosimonia* также несколько уменьшилась по сравнению с летом.

Рассчитанные нами коэффициенты корреляции показали, что продуктивность эфемеров и эфемероидов в весенний период имеет тесную связь

в разногодичной динамике с суммой осадков за период с января по апрель (r=0.90) и среднемесячными температурами воздуха в апреле (r=0.99). Основными факторами, влияющими на накопление зеленой фитомассы в летний период, являются среднемесячные температуры воздуха за апрель—июль (r=0.89) и количество осадков за первое полугодие (r=0.97). Выявлена также прямая зависимость между максимальной величиной зеленой фитомассы и количеством осадков за год (r=0.98).

Общий запас растительного вещества в разные годы в пустынных сообществах колеблется в пределах 136—564 ц/га. Его изменения по годам определяются различиями в сезонной динамике надземной и подземной фитомассы и метеорологических условий года.

Основными причинами накопления высокого запаса растительного вещества в пустынных сообществах дельты Терека являются дельтово-пойменный режим почвообразования, дополнительное увлажнение почв грунтовыми и морскими водами, высокое содержание в почвах гумуса (6—7%) и питательных элементов.

Сезонные и разногодичные изменения величины подземной фитомассы в пустынных сообществах также имеют большие колебания в пределах 41—428 ц/га. Доля участия ее в общем запасе растительного вещества составляет 47—94%. В 1973 и 1974 гг. подземная масса возрастала от весны к лету или осени, а в более засушливый 1975 г. она уменьшалась, за исключением эфемерово-петросимониево-карганной ассоциации. В весенний период 1973 г. подземная масса имела значительно меньшие величины (41—69 ц/га), чем в 1975 г. (117—240 ц/га). Подземная фитомасса значительно превышает зеленую массу во все сезоны года: в засушливые годы в 2.2—35, во влажные — в 2.1—10 раз.

ЛИТЕРАТУРА

Бейдеман И. Н. (1962). Эколого-геоботанический очерк растительности Мильской степи. В кн.: Эколого-геоботанические и агромелиоративные исследования в Кура-Араксинской низменности Закавказья. М.—Л. — Волкова И. И. (1960). Сезонная динамика растительной массы в различных ассоциациях микрокомплексов в полупустыне. Бот. ж., 45, 7. — Добровольский Г. В., К. Н. Федоров, Н. В. Стасюк. (1975). Геохимия, мелиорация и генезис почв дельты Терека. — Карта растительности Дагестанской АССР. (1960). — Левина Ф. Я. (1958). Комплексность и мозаичность растительности и классификация комплексов. Бот. ж., 43, 12. — Рахманина А. Т. (1962). Биолого-экологическая характеристика карганных сообществ. В кн.: Эколого-геоботанические и агромелиоративные исследования в Кура-Араксинской низменности Закавказья. М.—Л.— Рачковская Е. И. (1956). Подземные части растительных сообществ такыров и пустынных полукустарничков юго-западной Туркмении. В кн.: Такыры западной Туркмении и пути их сельскохозяйственного освоения. М. — Тагирова Р. И., И. И. Волкова. (1957). Результаты наблюдений над растительностью и почвами в Ногайской степи. Бюл. научно-техн. инф. Даг. научно-исслед. инст. сельск. хоз. 1. Махачкала. — Унчиев Н. Д. (1960). Биохимическая и хозяйственная характеристика кормовых растений зимних пастбищ Дагестана. В кн.: Природная кормовая растительность Дагестана. II. Махачкала. — Чиликина Л. Н. (1960). Очерк растительности Дагестана. В кн.: Природная кормовая растительность Дагестана. II. Махачкала. — Чиликина Л. Н., Е. В. Шифферс, И. И. Волкова, Н. А. Яруллина. (1962). Пояснительный текст к карте растительности Дагестанской АССР. Шалыт М. С. (1950). Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов. Тр. Бот. ин-та АН СССР. Геоботаника, сер. III, ч. 1, в. 6. — Шифферс Е. В., Р. В. Суховерко. (1960). Динамика накопления надземной растительной массы в пустынных, степных и луговых биогеоценозах Терско-Кумской низменности. Бот. ж., 45, 4.

Дагестанский филиал АН СССР,
Махачкала.

Получено 5 XII 1977.

УДК 537.533.35

Л. В. Аветисова, В. И. Васин

ЭЛЕКТРОННОМИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВЕГЕТАТИВНОГО АПЕКСА ПОБЕГА ПШЕНИЦЫ

L. V. AVETISOVA, V. I. VASIN. ELECTRON MICROSCOPIC STUDY OF VEGETATIVE APEX IN WHEAT SHOOT

Проведено электронномикроскопическое и морфометрическое изучение меристемы вегетативного апекса побега яровой и озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). Приведены данные по ультратонкому строению клеток разных зон — апикальной, латеральной, сердцевинной. Показано, что зоны апекса, характеризующиеся различной меристематической активностью, имеют сравнительно небольшие количественные различия по относительному объему основных органелл цитоплазмы — митохондрий, пластид, аппарата Гольджи, эндоплазматического ретикулума. Зоны апекса четко различаются по степени вакуолизации, плотности распределения рибосом в цитоплазме, содержанию конденсированного хроматина в ядрах клеток.

Ведущая роль в морфогенезе растения принадлежит апикальной меристеме побега. Ее тонко слаженная, координированная деятельность приводит к формированию тканей, образующих побег. Сложность функционирования меристемы побега подчеркивается в большом количестве работ, посвященных ее цитологическому и цитофизиологическому изучению. Что касается ультратонкого строения меристем, то здесь можно выделить две категории работ: посвященных общему описанию ультраструктуры клеток апикальных меристем разных видов растений (Whaley et al., 1960; Gifford, Stewart, 1967, и т. д.) и онтогенетическим изменениям ультраструктуры при дифференциации меристемы в тканях побега или корня (Buvat, 1958; Lance, 1958; Esau, 1963; Данилова, 1972, и др.). На основании многочисленных исследований апексов побега и корня выявлены основные черты, характеризующие меристематическую клетку: обилие свободных рибосом в цитоплазме, «ювенильное» состояние мембранных структур клетки — митохондрий, пластид, аппарата Гольджи, слабое развитие элементов эндоплазматического ретикулума (Whaley et al., 1960; Setterfield, 1961; Esau, 1963; Данилова, Бармичева, 1972).

Исследование ультраструктуры апикальной меристемы побега нельзя считать завершенным. Апекс побега представляет собой весьма гетерогенную область, клетки которой, сохраняя основные черты меристематических, значительно различаются по своей функциональной активности и цитологической характеристике. Между тем работ, в которых изучалась связь ультраструктуры клеток с цитогистологической зональностью, с особенностями функционирования разных зон апекса, немного (Бужоряну, 1973; Lyndon, Robertson, 1976). Надо отметить также, что ультраструктура клеток апексов большей частью изучалась на различных представителях двудольных. Однодольные сравнительно редко становились объектом исследования (Poux, 1963; Білановський, 1971). Количественные данные, характеризующие содержание различных органелл в клетках апикальной меристемы побега, единичны (Lyndon, Robertson, 1976).

В вегетативном апексе побега растений обычно различают три зоны: апикальную, латеральную и сердцевинную. Они отличаются положением в апексе, ролью в морфогенезе побега и активностью клеток, прежде всего темпами митотических делений, интенсивностью биологических синтезов, уровнем базофилии цитоплазмы. Наиболее активна в период вегетативного развития латеральная зона апекса («инициальное кольцо»), где идет формирование зачатков листьев. Апикальная зона мало активна. Здесь образуется так называемая «меристема ожидания», т. е. зона пониженной меристематической активности, которая активизируется при переходе к генеративному развитию (Buvat, 1952).

Целью настоящей работы было изучение (с использованием морфометрии) ультраструктуры клеток из разных зон вегетативного апекса побега пшеницы с тем, чтобы выявить особенности их строения в связи с разной активностью.

Материал и методика

Исследовались апексы побегов пшеницы *Triticum aestivum* L. яровой Саратовская 29 и озимой Ульяновка, взятые с растений, растущих в полевых условиях. Ультратонкое строение клеток апексов изучалось у растений в фазе двух листьев, когда цитогистологическая зональность выражена наиболее четко, а также в фазе проростка и начала кущения.

Отпрепарированные под стереомикроскопом апексы фиксировались 4% раствором глутаральдегида или смесью 2.5% раствора глутаральдегида и 2% формалина с последующей дофиксацией 1% раствором четырехокиси осмия при комнатной температуре. Все фиксирующие смеси готовились на фосфатном буфере (pH 7.4) с добавлением сахарозы (0.015 г/мл). Материал дегидратировался в этаноле и ацетоне и заключался в смесь эпона с аралдитом. Ультратонкие продольные срезы апекса получали на ультратоме LKB, монтировали на сеточки без опорной пленки, контрастировали насыщенным водным раствором уранилацетата, а затем цитратом свинца по Рейнольдсу. Срезы просматривались в электронном микроскопе JEM-100. Параллельно срезы толщиной 1—2 мкм, окрашенные толуидиновым синим, использовались для изучения в световом микроскопе, что давало возможность выявить зональность апекса и затем облегчало ориентировку при исследовании в электронном микроскопе.

Для количественных характеристик ультраструктуры клеток использовались методы морфометрии (Глаголев, 1941; Салтыков, 1950; Weibel, 1969: Стефанов, 1974). Измеряли по 20—30 электронномикроскопических фотографий с конечным увеличением 30 000 и 45 000, сделанных с осевых срезов 6—7 апексов.

Для определения относительного объема органелл цитоплазмы использована морфометрическая сетка с шагом 1 см. Подсчитывали число узлов сетки, попавших на основные структуры цитоплазмы: пластиды, митохондрии, липидные капли, вакуоли, эндоплазматический ретикулум, диктиосомы, и на свободную цитоплазму, и рассчитывали процентное содержание органелл по отношению к цитоплазме в целом. Плотность распределения рибосом определяли путем подсчета числа частиц на квадрат сетки (по 10 квадратов в каждой из 20 клеток). Процентное содержание конденсированного хроматина ядра (его долю от объема ядра) определяли с помощью сеточек случайного шага (Стефанов, 1974). Доверительные интервалы средних величин вычисляли по таблицам Р. Б. Стрелкова (1966).

Результаты и обсуждение

Зональность апексов побега пшеницы, сравнительно слабо выраженная у проростков, становится очень четкой в фазе двух листьев (рис. 1). Клетки всех зон апекса имеют общие черты строения, характерные для клеток меристемы (рис. 2—5 — см. вклейки). Оболочки клеток тонкие, пронизанные многочисленными плазмодесмами. Ядро, как правило, округлой формы, занимает центральную часть клетки, имеет оболочку с довольно многочисленными порами и крупное ядрышко. Степень конденсации хроматина различна в разных клетках, что отражает динамичность меристемы, клетки которой находятся на разных стадиях подготовки к митозу. В среднем в клетках латеральной зоны конденсированный хроматин занимает бо́льшую часть ядерного объема по сравнению с апикальной и сердцевинной зонами (табл. 1).

Существует связь между функциональной активностью хроматина и характером его конденсированности (Клюева и др., 1974). Как показали наши и литературные данные (Бужоряну, 1973), в клетках меристемы более активные зоны имеют ядра с более конденсированным хроматином.

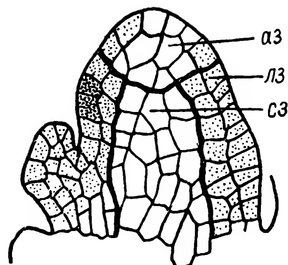


Рис. 1. Схема строения вегетативного апекса побега растений пшеницы в фазе двух листьев.

аз — апикальная зона («меристема ожидания»), *лз* — латеральная зона («инициальное кольцо»), *сз* — сердцевинная зона.

Задержка клеточных делений в меристеме ожидания апекса пшеницы связана с более значительной деконденсацией хроматина интерфазного ядра, поэтому ядра этой зоны имеют в среднем более низкое содержание конденсированного хроматина. Аналогичное явление было обнаружено ранее в клетках зоны ингибирования боковых почек традесканции (Booker, Dwivedi, 1973).

ТАБЛИЦА 1

Содержание конденсированного хроматина (в процентах к ядерному объему) в ядрах клеток разных зон вегетативного апекса побега пшеницы (фаза двух листьев)

Сорт	Зона апекса		
	апикальная	сердцевинная	латеральная
Саратовская 29	32.7±3.2 (24—45) *	34.0±3.1 (24—42)	47.0±6.6 (33—63)
Ульяновка	29.0±2.4 (19—33)	31.0±2.4 (26—36)	43.0±4.8 (36—54)

* В скобках указаны пределы колебаний в отдельных ядрах.

Гиалоплазма клеток вегетативного апекса пшеницы плотная, густо заполнена рибосомами. В основном это свободные монорибосомы, но нередко они расположены группами по 5—10, которые можно рассматривать как полисомы. Полисомы обнаруживаются во всех клетках апекса, в том числе и в клетках меристемы ожидания (рис. 2).

Зоны апекса различаются по количеству рибосом на единицу площади цитоплазмы. Наивысшая плотность распределения рибосом в цитоплазме клеток латеральной зоны, а в сердцевинной она самая низкая (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Плотность распределения рибосом в цитоплазме клеток вегетативного апекса побега пшеницы в фазе двух листьев (число рибосом) на 1 мкм^2 цитоплазмы

Сорт	Зона апекса		
	апикальная	сердцевинная	латеральная
Саратовская 29	374±10	348±15	472±22
Ульяновка	324±10	302±10	457±11

Сходные данные приводились в литературе для апексов двудольных (Lance-Nougarède, Bronchard, 1965), они свидетельствуют об относительно большей интенсивности синтеза белков в латеральной зоне вегетативного апекса по сравнению с другими зонами. Пониженная плотность рибосом в апикальной зоне и, следовательно, замедление биологических

синтезов — одна из самых характерных черт образующейся здесь меристемы ожидания.

Различия в плотности распределения рибосом часто видны очень отчетливо, без постепенных переходов на границах зон апикальной, латеральной и сердцевинной, особенно у растений в фазе вторых листьев (рис. 2, 3). Такой резкой границы между зонами не удается наблюдать ни в апексах проростков, где зональность еще слабо выражена, ни у более взрослых растений, например в фазе кущения озимых, где зональность апекса уже сглаживается. Четко разграничиваясь по плотности распределения рибосом, соседние клетки, принадлежащие разным зонам, в то же время мало различаются по структуре таких органелл, как пластиды и митохондрии. При заложении листового зачатка его инициальные клетки выделяются среди окружающих лишь большей плотностью распределения рибосом.

Прикрепленных рибосом сравнительно немного, так как эндоплазматический ретикулум развит слабо. Он представлен небольшими участками цистерн, расположенных чаще всего вдоль клеточных стенок или вблизи ядра. Встречается в основном гранулярный тип эндоплазматического ретикулума. Особенно слабо он развит в апикальной зоне.

Аппарат Гольджи в клетках меристемы, и особенно в апикальной зоне, также развит слабо. Он представлен диктиосомами, образованными 4—5 цистернами, обычно мало активен, число отчленяемых им пузырьков невелико (рис. 2).

Все клетки меристемы вегетативного апекса пшеницы в той или иной степени вакуолизированы. Вакуоли клеток апикальной зоны мелкие, обычно округлые, реже неправильной формы. Часто они содержат электронноплотные включения в виде глыбок, иногда заполняющих всю вакуоль, особенно в клетках апекса проростка (рис. 4, *а*). В сердцевинной зоне вакуоли более крупные, часто неправильной формы. Электронноплотных глыбок меньше, чем в вакуолях апикальной зоны, нередко встречаются включения в виде колец и пучков мембран. Наименее вакуолизированы клетки латеральной зоны. Вакуоли здесь мелкие, округлые. Степень вакуолизации уменьшается при формировании листового зачатка, так что цитоплазма клеток только что образовавшегося зачатка может быть почти лишена вакуолей (рис. 4, *в*).

Митохондрии клеток апекса в целом можно характеризовать как находящиеся в ювенильном состоянии. Их профили имеют округлую или овальную форму, редко встречаются слегка удлиненные. Кристы немногочисленные (5—9 на срез митохондрии), узкие, занимающие периферическую часть митохондрии (около 10—20% ее объема). Митохондрии сильно варьируют по величине и внутреннему строению даже в пределах одной и той же зоны одного апекса и тем более в апексах разных растений. Например, в апикальной зоне встречаются митохондрии от очень крупных со светлым матриксом до мелких, плотных, почти конденсированных. Однако в целом в строении митохондрий обнаруживается заметная связь с клетками определенной зоны (рис. 5, *а—в*).

Митохондрии апикальной зоны по конфигурации чаще близки к ортодоксальному типу — довольно крупные, округлые, с электроннопрозрачным матриксом и единичными кристами, расположенными по периферии органелл. В сердцевинной зоне митохондрии имеют большее число крист с более упорядоченным их расположением, а часто и более плотным матриксом. Они являются переходными от ювенильных органелл апикальной зоны к митохондриям дифференцированных тканей стебля. Для латеральной зоны характерны более мелкие митохондрии.

Структура митохондрий апекса несколько различается в зависимости от способа фиксации. После префиксации глутаральдегидом они всегда выглядят более набухшими, электроннопрозрачными, чем при фиксации смесью глутаральдегида с формалином. Только при последнем способе фиксации в клетках апекса обнаруживаются конденсированные формы митохондрий.

Пластиды представлены небольшими лейкопластами округлой или овальной формы с плотным матриксом и неразвитой системой тилакоидов. Иногда они содержат крахмальные зерна, мелкие единичные в апикальной зоне и более крупные, образующие иногда небольшие скопления, в сердцевинной (рис. 4, *а*, *б*).

Липидные капли довольно многочисленны в клетках апексов проростков, у более взрослых растений встречаются реже. Они округлой формы, 0.2—0.5 мкм в диаметре, не обнаруживают внутренней структуры.

Как показало проведенное морфометрическое изучение, в клетках апекса растений пшеницы в фазе двух листьев органеллы в сумме, включая вакуоли, составляли: в апикальной зоне 19—22, в сердцевинной — 26—30, в латеральной — 15—18%. От 70 до 84% объема цитоплазмы приходится на гиалоплазму, заполненную рибосомами. Как видно из табл. 3, клетки разных зон апекса четко различаются по степени вакуолизации цитоплазмы (от 3—4% в латеральной зоне до 11—17% в сердцевинной).

ТАБЛИЦА 3

Относительный объем органелл (процент от объема цитоплазмы) в разных зонах вегетативного апекса побега пшеницы (фаза двух листьев)

Сорт	Зона апекса	Объем органелл						
		общий	митохондрий	пластид	аппарата Гольджи	эр	вакуолей	липидных капель
Саратовская 29	Апикальная	19.4±1.6	9.2	2.8	0.2	0.3	6.4	0.6
			±1.3	0.7	0.2	0.2	1.2	0.4
	Сердцевинная	26.3±2.4	10.4	3.3	0.5	0.4	11.3	0.4
			±1.9	0.9	0.2	0.2	2.5	0.2
	Латеральная	15.6±1.7	7.6	2.9	0.3	0.9	3.4	0.5
			±1.1	0.9	0.2	0.4	1.7	0.2
Ульяновка	Апикальная	22.0±1.6	9.3	4.5	0.3	0.2	7.1	0.6
			±1.4	1.2	0.1	0.1	1.8	0.2
	Сердцевинная	29.9±3.6	8.1	3.3	0.4	0.4	17.0	0.7
			±1.0	1.0	0.1	0.3	3.6	0.3
	Латеральная	18.4±6.4	8.5	3.6	0.4	1.1	4.2	0.6
			±1.3	1.6	0.3	0.4	2.6	0.3

Рзаличия между клетками разных зон апекса по содержанию пластид и митохондрий невелики. В латеральной зоне относительный объем митохондрий ниже, чем в апикальной. Очевидно, это связано с их меньшими размерами и более конденсированным состоянием в периферийных частях апекса. По содержанию пластид достоверных различий между зонами апекса не обнаружено.

Аппарат Гольджи слабо развит во всех зонах апекса, на долю диктиосом приходится 0.5% и даже меньше от общего объема цитоплазмы. Липидные капли также занимают очень небольшую часть объема клетки — меньше 1%. Различий между зонами по распределению липидных капель не отмечено. Эндоплазматический ретикулум слабее всего развит в апикальной зоне, несколько более — в латеральной.

Таким образом, различия в относительном содержании мембранных систем цитоплазмы клеток, принадлежащих разным зонам вегетативного апекса побега пшеницы, оказываются не очень значительными. Но очевидно, даже эти небольшие различия могут быть существенными для характера функционирования клеток, их активности в разных зонах. К выводам о существовании весьма небольших количественных различий в ультраструктуре клеток меристемы, характеризующихся разной активностью, пришли Р. Линдон и Е. Робертсон (Lyndon, Robertson, 1976), изучавшие меристему апекса побега гороха в связи с пластохронной дея-

тельностью, а также Ф. Клаус и Б. Юнипер (Clowes, Juniper, 1964) при сравнении покоящегося центра и меристематической зоны корня.

Более низкое содержание вакуолей в цитоплазме клеток латеральной зоны наряду с высокой плотностью гиалоплазмы и свободных рибосом, а также более конденсированным состоянием хроматина ядра характеризует клетки этой зоны как более меристематичные по сравнению с клетками других зон апекса. При образовании листового зачатка происходит еще большая меристематизация клеток: возрастает плотность рибосом, еще больше сокращается вакуолизация.

В целом различия в вакуолизации, плотности распределения рибосом в цитоплазме, степени конденсации хроматина в ядрах, а также сравнительно небольшие различия по относительному объему и структуре органелл цитоплазмы (величина и степень дифференцированности пластид и митохондрий, развитие эндоплазматического ретикулума и т. д.) создают характерные черты клеток, принадлежащих к разным зонам вегетативного апекса побега пшеницы.

ЛИТЕРАТУРА

Б і л а н о в с ь к и й М. Ф. (1971). Ультраструктура клітин конусу росту злаків. Укр. ботан. журн., 28, 4. — Б у ж о р я н у В. В. (1973). Электронно-микроскопическое изучение клеток периферической зоны апекса вегетативного побега пихты белой. Изв. АН МолдССР, сер. биол. и хим. н., 6. — Г л а г о л е в А. А. (1941). Геометрические методы количественного анализа агрегатов под микроскопом. — Д а н и л о в а М. Ф. (1972). Онтогенез растительной клетки. В кн.: Атлас ультраструктуры растительных клеток. Петрозаводск. — Д а н и л о в а М. Ф., Е. М. Б а р м и ч е в а. (1972). Дифференциация клеток в ризодермисе *Raphanus sativus* L. В кн.: Ультраструктура растительных клеток. Л. — К л ю е в а Т. С., Г. Е. О н и щ е н к о, В. Ю. П о л я к о в, Ю. С. Ч е н ц о в. (1974). Ультраструктура интерфазных ядер клеток некоторых растений на разных стадиях клеточного цикла. Цитология, 16, 2. — С а л т ы к о в С. А. (1950). Стереометрическая металлография. — С т е ф а н о в С. Б. (1974). Морфометрическая сетка случайного шага как средство ускоренного измерения элементов морфогенеза. Цитология, 16, 6. — С т р е л к о в Р. Б. (1966). Метод вычисления стендартной ошибки и доверительных интервалов по таблицам. — B o o k e r C. E., R. S. D w i v e d i. (1973). Ultrastructure of meristematic cells of dormant and released buds in *Tradescantia paludosa*. Exper. Cell. Res., 82. — B u v a t R. (1952). Structure, evolution et fonctionnement du méristeme apical de quelques dicotyledones. Ann. Sci. nat. Bot., 13, 3. — B u v a t R. (1958). Récherches sur les infrastructures du cytoplasme dans les cellules du méristeme apical, des ébauches foliaires et des feuilles developpées d'*Elodea canadensis*. Ann. Sci. nat. Bot., 19, 2. — C l o w e s F. A. L., B. E. J u n i p e r. (1964). The fine structure of the quiescent centre and neighbouring tissues in root meristems. J. Exper. Bot., 15, 6. — E s a u K. (1963). Ultrastructure of differentiated cells of higher plants. Amer. J. Bot., 50, 5. — G i f f o r d E. M., Jr., K. D. S t e w a r t. (1967). Ultrastructure of the shoot apex of *Chenopodium album* and certain other seed plants. J. Cell Biol., 33, 1. — L a n c e A. (1958). Infrastructure des cellules du méristeme apical et des jeunes ébauches foliaires de *Chrysanthemum segetum* L. Ann. Sci. nat. Bot., 19, 2. — L a n c e-N o u g a r é d e A., R. B r o n c h a r d. (1965). Metabolisme des acides nucleiques dans le méristeme du *Perilla nankinensis* au cours des diverses phases du developpement. C. R. Acad. Sci., 260, 11. — L y n d o n R. F., E. S. R o b e r t s o n. (1976). The quantitative ultrastructure of the pea shoot apex in relation to leaf initiation. Protoplasma, 87, 4. — P o u x N. (1963). Localisation des phosphates et de la phosphatase acide dans les cellules des embryons de Blé lors de la germination. J. Microsc., 2, 4. — S e t t e r f i e l d G. (1961). Structure and composition of plant cell organelles in relation to growth and development. Canad. J. Bot., 39, 2. — W e i b e l E. (1969). Stereological principles for morphometry in electron microscopic cytology. Intern. Rev. Cytol., 26. — W h a l e y W. G., H. H. M o l l e n h a u e r, H. H. L e e c h. (1960). The ultrastructure of meristematic cell. Amer. J. Bot., 47, 6.

ВНИИ прикладной молекулярной
биологии и генетики,
Институт общей генетики АН СССР,
Москва.

Получено 11 XI 1977.

УДК 581.1 : 582.572.4

Н. Л. Фельдман, М. Ф. Константинова

СРАВНЕНИЕ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТИ ГЛАВНОЙ ФРАКЦИИ РАСТВОРИМЫХ БЕЛКОВ И ИЗОЗИМОВ ЭСТЕРАЗЫ ИЗ ЛИСТЬЕВ ДВУХ ВИДОВ *LEUCOJUM* (*AMARYLLIDACEAE*)

N. L. FELDMAN, M. F. KONSTANTINOVA.
COMPARISON OF THERMORESISTENCE OF THE MAIN FRACTION OF PROTEINS AND ISOZYMES OF ESTERASE FROM LEAVES OF TWO SPECIES OF *LEUCOJUM* (*AMARYLLIDACEAE*)

С помощью электрофореза на полиакриламидном геле удалось установить, что главная фракция растворимых белков из листьев менее теплолюбивого весенне вегетирующего *Leucojum vernum* L. обладает более низкой теплоустойчивостью по сравнению с аналогичной белковой фракцией летневегетирующего *L. aestivum* L. У *L. vernum* ниже и теплоустойчивость двух главных изозимов эстеразы. Различия в температурной чувствительности белков сравниваемых видов не связаны с появлением новых изозимов, а являются результатом разного уровня теплоустойчивости одних и тех же изозимов.

Наличие корреляции между температурной чувствительностью белков и температурой существования вида убедительно доказано для бактерий, водорослей и пойкилотермных животных (Александров, 1975, 1977). Высшие растения в этом смысле мало изучены. Известно, что температурный оптимум активности *Nopalea dejecta* лежит выше 60° С, тогда как те же ферменты пшеницы, огурца и гороха при этой температуре инактивируются (Sanwal, Krishnan, 1961 а, б). Карбоксилирующие ферменты тропических злаков *Zea mays* и *Cenchrus cilliaris* имеют оптимум активности при более высокой температуре, чем у *Avena sativa* и *Lolium perenne* — злаков умеренных широт (Treharne, Cooper, 1969). Л. Тизен и Д. Сигурдсон (Tieszen, Sigurdson, 1973), однако, не нашли различий в положении температурного оптимума активности карбоксилазы рибулозодифосфата арктических злаков и обитающих в более теплых климатических условиях и фосфоэнолпируват карбоксилазы тех же видов злаков. Вместе с тем теплоустойчивость одного из изученных карбоксилирующих ферментов была выше у тропических злаков. Бьеркман с соавторами (Bjorkman et al., 1976; Bjerkman, Badger, 1977) обнаружили, что у *Tidestromia oblongifolia*, вегетирующей все лето в жарком и засушливом климате Долины Смерти (Калифорния), теплоустойчивость четырнадцати фотосинтетических ферментов (рибулозодифосфат карбоксилаза, фосфоэнолпируват киназа и др.) выше, чем у *Atriplex sabulosa*, растущей в умеренно-прохладной океанической зоне. Ферредоксин из листьев кукурузы имеет бóльшую устойчивость к повреждающему действию нагрева, чем ферредоксин из листьев огурца и гороха (Мухин, Гинс, 1972; Мухин и др., 1973). Различия в теплоустойчивости были найдены и при сравнении ферментов двух популяций одного и того же вида растения (*Typha latifolia* и *Mimulus guttatus*), обитающих в разных климатических условиях (McNaughton, 1965, 1966; Delmer, 1972).

Можно предположить, что высокая теплоустойчивость ферментов у видов или популяций растений, приспособленных к более высокой температуре существования, является результатом присутствия более термостабильных изозимов того или иного фермента. В пользу этого говорят данные Ли с соавторами (Liu et al., 1976), которые показали, что в экстракте из листьев двух видов *Typha* (*T. domengensis* и *T. latifolia*) содержится шесть изозимов малатдегидрогеназы. У менее теплолюбивой *T. domengensis* все шесть изозимов инактивируются после прогрева экстракта при 50°. У более теплолюбивой *T. latifolia* только три изозима инактивируются после прогрева при этой температуре. Три других изозима более стабильны и не повреждаются при 50°.

Ранее нами проводилось сравнение температурной чувствительности некоторых клеточных функций и белков у двух видов *Leucojum*, живущих

при разных температурных условиях. Один из них (*L. vernum*) вегетирует ранней весной при более низкой температуре окружающей среды, чем летневегетирующий *L. aestivum*. Оказалось, что у *L. vernum* теплоустойчивость движения протоплазмы, способности к плазмолизу, фотосинтеза и дыхания ниже, чем у *L. aestivum* (Фельдман, Каменцева, 1967, 1971). В полном согласии с относительно более низкой теплоустойчивостью клеточных функций *L. vernum* находится меньшая теплоустойчивость белков этого растения: водорастворимых белков, кислой фосфатазы, уреазы и ферредоксина (Фельдман, 1969; Фельдман, Каменцева, 1971). С целью расширения числа исследованных белков и определения теплоустойчивости отдельных изозимов в настоящей работе было проведено сравнение электрофоретического спектра и температурной чувствительности растворимых белков и эстеразы из экстракта листьев *L. vernum* и *L. aestivum*.

Материал и методы

В опытах использовали закончившие рост листья *Leucojum vernum* L. и *L. aestivum* L. (Флора СССР, 1935, т. IV). Оба вида растений долгое время культивируются в открытом грунте Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде. Листья срезали у растений, находившихся в стадии цветения и плодоношения. Для *L. vernum* — это период с начала мая до середины июня, для *L. aestivum* — с середины июля до середины августа.

Срезанные листья измельчали ножницами и растирали до гомогенного состояния со свежеприготовленным трис-HCl буфером pH 7.5 в отношении 1 : 2 (*w*/*v*). Эту и все последующие процедуры проводили при температуре около +4°. Гомогенат оставляли на 30 мин для более полной экстракции и затем центрифугировали 45 мин при 18 000 об./мин. Полученную прозрачную надосадочную жидкость без дальнейшей очистки подвергали электрофорезу в 7% полиакриламидном геле со щелочным буфером по методу Девиса (Маурер, 1971). На каждую трубочку с гелем диаметром 0.6 и длиной 7.0 см наносили 0.1 мл смеси экстракта с 50% сахарозой, причем при электрофорезе с последующей окраской белковых фракций и изозимов эстеразы содержание белка было около 150 и 250 мкг соответственно. Электрофорез проводили в течение 120—150 мин при силе тока около 5 мА на трубочку. Для определения теплоустойчивости отдельных фракций белка или изозимов эстеразы 0.4 мл надосадочной жидкости предварительно прогревали 10 мин в интервале температур 49—68°. Опыты по определению теплоустойчивости проводили с четырехкратной повторностью.

Для окраски полос белка гели после окончания фореза помещали на 30 мин в 0.1% раствор амида черного. Избыток красителя отмывали двумя порциями 7% уксусной кислоты, в которой они могли храниться длительное время. Для выявления полос с эстеразной активностью гели прежде всего помещали на 30 мин в 0.1 M трис-HCl буфер pH 7.5 для того, чтобы отмыть их от электродного буфера. Затем гели переносили в реакционную смесь, содержащую 0.04% α-нафтилацетат и 0.07% прочный синий PP, приготовленную на том же буфере. Пробирки с гелями помещали в термостат при 37° до появления коричневато-фиолетовых полос (примерно на 30 мин). Для фиксирования окраски реакционную смесь заменяли раствором, состоящим из 96% спирта и 10% уксусной кислоты (3 : 2), и помещали в термостат при 37°. Через 30 мин фиксирующий раствор заменяли 10% уксусной кислотой, в которой гели хранились в течение нескольких месяцев.

Результаты и их обсуждение

На рис. 1 представлены результаты электрофоретического разделения водорастворимых белков листа. Ввиду того, что минорные компоненты слабо отражены на фотографии, мы сочли возможным на рис. 1 и 2 привести, кроме фотографии, схематический рисунок. У *L. vernum* на электро-

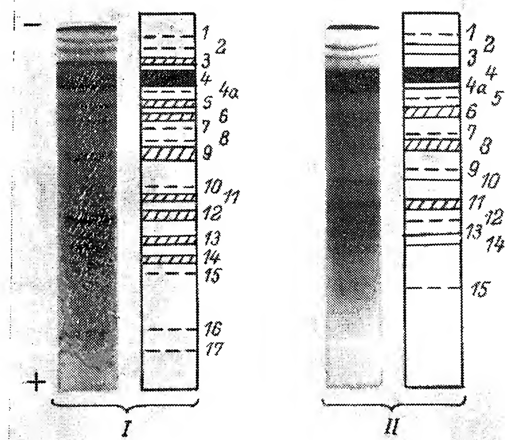


Рис. 1. Электрофорез на полиакриламидном геле (pH 8.3) водорастворимых белков из листьев *Leucojum vernum* (*I*) и *L. aestivum* (*II*).

Справа — схема: *черная полоса* — главная фракция водорастворимых белков, *штриховка* — слабо окрашенные полосы, *штриховые линии* — следовые полосы.

фореграммах имеется 17, а у *L. aestivum* — 15 полос, расположенных на разном расстоянии от старта. Ширина и интенсивность окрашивания индивидуальных полос, характеризующих количество белка, не одинаковы. Особенно интенсивно окрашена широкая полоса *4*. Судя по данным других авторов (Steer et al., 1965; Thornberg et al., 1965; Kleinkopf et al., 1970), эта полоса состоит из белков фракции 1, составляющих, как известно, основную массу растворимых белков листа (Kawashima, Wildman, 1971). Над полосой *4* располагаются 2—3 узких, более или менее интенсивно окрашенных полоски. Все остальные полосы, движущиеся быстрее полосы *4*, окрашены слабее и не всегда имеют четкие границы. Сравнивать их положение и теплоустойчивость у двух видов *Leucojum* затруднительно, поэтому мы ограничились сравнением теплоустойчивости полосы *4*, которая у обоих видов *Leucojum* расположена на одинаковом расстоянии от старта. Уже после прогрева при 49° полоса *4* становится заметно тоньше и окрашивается менее интенсивно. В случае *L. vernum* эти изменения выражены резче, чем для *L. aestivum*. При дальнейшем повышении температуры прогрева наблюдается прогрессирующее ослабление окраски полосы *4*. Полное исчезновение окраски наблюдается для *L. vernum* и *L. aestivum* соответственно при 55 и 57° (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Теплоустойчивость главной фракции растворимых белков в экстракте из листьев *L. vernum* и *L. aestivum*

Вид	Температура 10-минутного прогрева экстракта, °С				
	53	54	55	56	57
L. vernum	+	—	—		
L. aestivum	+	+	+	+	—

Примечание. Плюс — полоса 4 окрашена, минус — окраски нет.

При специфической окраске на эстеразу у *L. vernum* на электрофореграммах имеется от двух до четырех, а у *L. aestivum* — от пяти до семи полос (рис. 2). Полосы *1* и *2* наиболее широкие и интенсивно окрашенные (главные изозимы). Они расположены у обоих видов приблизительно на одинаковом расстоянии от старта. Однако у *L. aestivum* обе полосы окрашены более интенсивно. Кроме того, в ряде случаев полоса *1* у *L. aestivum* состоит из двух близко расположенных полос. Количество и расположение минорных полос у обоих видов неодинаково. У *L. vernum* никогда не бывает более двух минорных полос, а в некоторых опытах они вообще отсутствуют. У *L. aestivum* минорные полосы присутствуют всегда, но количество их колеблется от трех до пяти. При обработке гелей смесью, не содержащей субстрата, основные и минорные полосы не окрашиваются, так же как не окрашиваются они при нанесении на гель прокипяченного

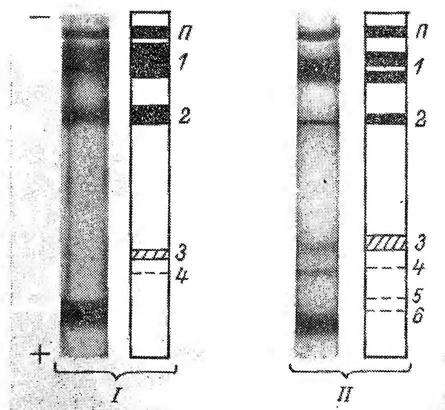


Рис. 2. Электрофорез на полиакриламидном геле (pH 8.3) эстеразы из листьев *L. vernum* (*I*) и *I.. aestivum* (*II*).

Справа — схема: *черные полосы* — главные изозимы эстеразы, *штриховка и штриховые линии* — то же, что на рис. 1; *п* — пигментная полоса.

экстракта. Следует заметить, что у обоих *Leucojum* над изозимом № 1 располагается оранжевая, по-видимому, пигментная полоса, не содержащая эстеразной активности (рис. 2, *п*).

Так как присутствие и положение минорных полос варьирует от опыта к опыту и неодинаковы у двух видов *Leucojum*, мы сравнили теплоустойчивость только главных изозимов, электрофоретическая подвижность которых у *L. vernum* и *L. aestivum* совпадает.

Изозимы №№ 1 и 2 у *L. vernum* имеют одинаковую температурную чувствительность. Они перестают окрашиваться после прогрева при 64° (табл. 2). У *L. aestivum* изозим № 1 оказался несколько менее теплоустойчивым, чем изозим № 2. Однако по сравнению с *L. vernum* теплоустойчивость изозимов эстеразы №№ 1 и 2 у *L. aestivum* была выше на 3 и 4° соответственно (табл. 2). Следует отметить, что минорные полосы у обоих видов *Leucojum* переставали окрашиваться примерно после одинаковых температурных воздействий (50—52°), причем главные изозимы после такой температурной обработки окрашиваются еще достаточно интенсивно.

ТАБЛИЦА 2

Теплоустойчивость главных изозимов эстеразы в экстракте из листьев *L. vernum* и *L. aestivum*

Вид	№ изозима	Температура 10-минутного прогрева экстракта, °C							
		60	62	63	64	65	66	67	68
L. vernum	1	+	+	+	—				
	2	+	+	+	—				
L. aestivum	1	+	+	+	+	+	+	—	
	2	+	+	+	+	+	+	+	—

Примечание. Плюс — положительная реакция на эстеразу, минус — реакции нет.

Таким образом, с помощью электрофореза на полиакриламидном геле неочищенного экстракта из листьев двух видов *Leucojum* показано, что менее теплолюбивый *L. vernum* по сравнению с относительно теплолюбивым *L. aestivum* обладает более низкой теплоустойчивостью главной фракции растворимых белков. Ниже у *L. vernum* и теплоустойчивость двух главных изозимов эстеразы. Различия в теплоустойчивости изученных нами белков двух видов *Leucojum* происходят за счет разной температурной чувствительности фракций (изозимов) с одинаковой электрофоретической подвижностью, а не за счет появления компонентов с новыми электрофоретическими свойствами.

В заключение нужно отметить, что повреждение многих белков как по нашим, так и по литературным данным (Tieszen, Sigurdson, 1973)

происходит при очень высоких температурах, далеко выходящих за пределы температурной зоны обитания соответствующих видов растений. Следовательно, сам по себе уровень теплоустойчивости белков не может иметь адаптивного значения. Между тем имеется несомненная корреляция между теплолюбивостью видов и теплоустойчивостью внутриклеточных белков. По мысли Александрова (1965, 1977), причиной корреляции является тот факт, что уровень теплоустойчивости белка находится в прямой зависимости от другого его свойства, уровня конформационной гибкости белковых макромолекул; этот уровень чрезвычайно важен для реализации нормальных биохимических функций и будучи показателем, зависимым от температуры, имеет несомненное экологическое значение.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1965). О биологическом смысле соответствия уровня теплоустойчивости белков температурным условиям существования вида. Усп. совр. биол., 60, 1. — Александров В. Я. (1975). Клетки, макромолекулы и температура. — (Александров В. Я.) Alexandrov V. Ya. (1977). Cells, molecules and temperature. — Маурер Г. (1971). Диск-электрофорез. — Мухин Е. Г., В. К. Гинс. (1972). Выделение ферредоксина из листьев теплолюбивого растения *Cucumis sativus*. Биохимия, 37, 5. — Мухин Е. Н., В. К. Гинс, А. В. Куликов, Г. И. Лихтенштейн. (1973). Теплоустойчивость ферредоксинов высших растений в связи с активностью в реакции фотовосстановления НАДФ. Физ. раст., 20, 5. — Фельдман Н. Л. (1969). Теплоустойчивость кислой фосфатазы из листьев двух видов *Leucojum* с разными сроками вегетации. Цитология, 11, 5. — Фельдман Н. Л., И. Е. Каменцева. (1967). Теплоустойчивость уреазы, экстрагированной из листьев двух видов *Leucojum* с различными сроками вегетации. Цитология, 9, 7. — Фельдман Н. Л., И. Е. Каменцева. (1971). Теплоустойчивость клеток и внутриклеточных белков весеннего и летнего белоцветников (*Leucojum*). Цитология, 15, 4. — Badger M. (1977). Thermal stability of photosynthetic enzymes in heat- and cold-adapted C_4-species. Carnegie Institution Year Book, 76. — Bjorkman O., J. Boynton, J. Berry. (1976). Comparison of the heat stability of photosynthesis, chloroplast membrane reactions, photosynthetic enzymes and soluble protein in leaves of heat-adapted and cold-adapted C_4 species. Carnegie Institution Year Book, 75. — Delmer D. P. (1972). Studies on the nature of the adaptations of the monkey flower, *Mimulus guttatus*, to a thermophilic environment. Can. J. Bot., 52.— Kawashima N., S. G. Wildman. (1971). Studies on fraction — I protein. Bioch. Biophys. Acta, 229, 1. — Kleinkopf G. E., R. C. Huffaker, A. Matheson. (1970). A simplified purifacation and some properties of ribulose 1,5-diphosphate carboxylase from barley. Plant Physiol., 46, 2. — Liu E. H., R. Sharitz, M. H. Smith. (1976). Thermal sensibility of malate dehydrogenase isozymes in two species of cattails from a pond subjected to thermal stress. Plant Physiol., 57, 5. — McNaughton S. J. (1965). Differential enzymatic activity in ecological races of *Typha latifolia* L. Science, 150, 3705. — McNaughton S. J. (1966). Thermal inactivation properties of enzymes from *Typha latifolia* L. ecotypes. Plant Physiol., 41, 10. — Sanwal G. G., P. S. Krishnan. (1961a). The phosphatase of *Cactus*. II. Purification and properties. Enzymologia, 23, 5. — Sanwal G. G., P. S. Krishnan. (1961б). Solubilization and partial purification of *Cactus* aldolase. Enzymologia, 23, 5. — Steer M. W., B. E. S. Gunning, D. J. Carr. (1965). Fraction I protein from oat leaves. Biochemistry of Chloroplasts. I. — Thornberg J. P., S. M. Ridley, J. L. Bailey. (1965). Some observation on the fraction I protein of *Beta vulgaris*. Biochemistry of Chloroplasts, I. — Tieszen L. L., D. C. Sigurdson. (1973). Effect of temperature on carboxylase activity and stability in some Calvin cycle grasses from the Arctic. Arctic and Alpine Reseach, 5, 59. — Treharne K. J., J. P. Cooper. (1969). Effect of temperature on the activity of carboxylases in tropical and temperate *Graminea*. J. Exp. Bot., 20, 62.

Институт цитологии АН СССР,
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 VIII 1978.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 582.542.1 (477)

Ю. Н. Прокудин, А. Г. Вовк, О. А. Петрова, Е. Д. Ермоленко, Ю. В. Верниченко. Злаки Украины. Киев. 1977, Изд. «Наукова Думка», 518 с., 74 рис. (таблиц), 165 карт. Тираж 1650. Ц. 5 р. 24 к.

E. M. LAVRENKO. *YU. N. PROKUDIN, A. G. VOVK, O. A. PETROVA, E. D. ERMOLENKO, YU. V. VERNICHENKO.* GRASSES OF THE UKRAINE. 1977

В самые последние годы в нашей стране вышли две большие монографии, посвященные злакам: «Злаки СССР» Н. Н. Цвелева [1] и «Злаки Украины» Ю. Н. Прокудина с сотрудниками. Последняя монография на контртитуле имеет подзаголовок: «Анатомо-морфологический, кариосистематический и эколого-фитоценотический обзор». Обе монографии представляют собой очень большой вклад в агростологию.

По методам исследования и трактовке объема вида эти две монографии существенно отличаются. Первая из упомянутых, охватывающая злаки всей территории Советского Союза, выполнена в «классическом» стиле, на основе изучения обширного гербарного материала; от прежних аналогичных работ, например монографии Р. Ю. Рожевица (с участием нескольких соавторов, в том числе большого знатока злаков С. А. Невского), монография Н. Н. Цвелева отличается тем, что в ней приведены сведения о числах хромосом для каждого вида или подвида, если соответствующие данные имеются в литературе, а также о типах анатомической структуры листа, приводимые также по литературным данным для надродовых таксонов.

Ю. Н. Прокудин и его сотрудники, помимо изучения музейного материала обычными методами во многих гербарных хранилищах Украины и гербарии БИН АН СССР, провели обширные исследования анатомии пластинки листа почти у всех дикорастущих видов злаков, встречающихся на Украине, а для многих видов — и кариологические исследования на украинском материале, а также изучили процесс опыления у большинства видов злаков Украины (по типу известных работ А. Н. Пономарева). Проведение всех этих биосистематических исследований потребовало изучения злаков в природе и в питомнике. Питомник был организован кафедрой высших растений Харьковского государственного университета; в нем высаживали критические виды злаков, собранные в разных пунктах Украины сотрудниками кафедры во время специальных экспедиций. На этих опытных участках велись наблюдения за ростом и развитием злаков и суточной ритмикой цветения отдельных видов. Таким образом, для изучения таксономии злаков Украины были организованы экспериментальные исследования в стационарных условиях.

Н. Н. Цвелев рассматривает вид как политипное образование. Согласно его основному труду «Злаки СССР», очень многие, но далеко не все виды злаков флоры нашей страны разделяются на подвиды, иногда довольно многочисленные. Виды, не разделяющиеся на подвиды, рассматриваются (по крайней мере в пределах СССР) как монотипные. В его монографии для СССР приводятся 1011 видов злаков, относящихся к 177 родам. По под-

[1] Н. Н. Цвелев. Злаки СССР, «Наука». Л., 1976, 788 с., 9 рис., 16 табл. рис. Тираж 2900. Цена 5 р. 26 к.

счетам самого Цвелева, всего монотипных таксонов (монотипные виды+подвиды, входящие в состав политипных видов) злаков в нашей стране 1407.

Ю. Н. Прокудин следует монотипической концепции вида, в общем довольно умеренной. Как указывается в предисловии к «Злакам Украины» (с. 5), одной из задач исследования было «на новой методической основе. . . критически пересмотреть многочисленные новые виды, описанные с территории УССР за последние 30—40 лет». И действительно, целый ряд этих «новых видов» в монографии «Злаки Украины» отнесен к синонимам уже ранее описанных видов. В настоящей монографии для Украины приводятся 98 родов и 334 вида злаков, из них дикорастущих 316, культурных и культивируемых — 18 видов (с. 9). Таким образом, в пределах Украины произрастает несколько менее четверти видов в их относительно монотипном понимании по сравнению с числом их на всей территории СССР.

Перейдем непосредственно к обсуждению монографии «Злаки Украины». На обороте титульного листа этой книги перечислены авторы: Ю. Н. Прокудин, А. Г. Вовк, О. А. Петрова, Е. Д. Ермоленко, Ю. В. Верниченко. В «Предисловии» указано, что основным автором и редактором этой монографии является Ю. Н. Прокудин, крупный украинский ботаник, известный знаток злаков Украины в ее современных границах (включая Крым и Карпаты). Будучи профессором и заведующим кафедрой высших растений Харьковского государственного университета, он организовал большую работу по всестороннему изучению злаков Украины. Бо́льшая часть родов обработана Ю. Н. Прокудиным, в некоторых случаях — совместно с сотрудниками (включая анатомию пластинок листьев), например, *Elytrigia* — совместно с И. В. Друлевой, *Puccinellia* — с А. Г. Константиновой. Некоторые роды обработаны другими сотрудниками упомянутой выше кафедры; так, роды *Aegilops*, *Bromus*, *Bromopsis*, *Anisantha*, *Stipa* — Л. П. Слюсаренко; *Koeleria* — М. Г. Калениченко; *Agrostis*, *Zingeria*, *Polypogon* — А. Г. Вовк; *Festuca* — В. В. Тверетиновой. Все эти авторы, помимо обычных таксономических исследований, изучали также анатомию листовой пластинки всех видов указанных родов и вели необходимые биологические наблюдения. Ю. Н. Прокудин создал в Харькове целую школу биосистематиков, специализировавшихся по изучению злаков.

В связи со своеобразием и большим значением монографии «Злаки Украины» следует более подробно остановиться на ее композиции и содержании.

Собственно таксономической части предшествует ряд общих кратких, но содержательных разделов.

В первом разделе общей части «Морфологические особенности и суточная ритмика цветения» (с. 9—13) автор — Ю. Н. Прокудин — уделяет некоторое внимание и вопросам гомологии генеративных органов злаков, в общем положительно оценивая известную гомологическую концепцию цветка злаков, предложенную П. А. Смирновым, а также останавливается на вопросе о значении закономерностей антэкологии злаков для таксономических целей, о чем начал писать еще с конца пятидесятых годов А. Н. Пономарев.

Ю. Н. Прокудиным и его сотрудниками было проведено антэкологическое изучение видов таких многовидовых на Украине родов, как *Elytrigia*, *Agropyron*, *Bromus*, *Bromopsis*, *Koeleria*, *Agrostis*, *Festuca*, *Melica* и ряда других. Вероятно, антэкологическое изучение злаков никогда не было поставлено так широко, как в данном случае. Исследования велись по полному плану, включая и микроклиматические наблюдения (температура, влажность воздуха) во время пыления злаков. Основная таксономическая задача — выяснение специфических для отдельных видов суточных ритмов цветения. Накоплен большой новый материал, подтверждающий основные выводы А. Н. Пономарева, полученные при изучении антэкологии близких степных видов овсяницы. Общий итог таков: «в микроэволюции злаков наряду с пространственной и экологической изоляцией важное значение

имеет биологическая изоляция, связанная с разной суточной ритмикой цветения» (с. 13).

В следующем разделе «Анатомическое строение листовой пластинки» (с. 13—19) А. Г. Вовк дает краткую характеристику строения эпидермы, проводящих пучков, склеренхимы, хлоренхимы, бесцветной паренхимы и других тканей пластинки листьев злаков и взаимного расположения этих типов тканей в последней. Многие из этих признаков имеют диагностическое значение. Особенно это касается расположения в пластинке листа моторных клеток эпидермы, склеренхимы и проводящих пучков; именно эти типы тканей изображены на многочисленных схематических рисунках поперечных срезов пластинок листьев злаков, дающих представление об основных чертах архитектоники пластинок листьев у различных видов злаков, и в частности о типах жилок в пластинках их листьев.[2]

В небольшом разделе «Некоторые данные о хромосомном составе» (с. 19—22), написанном, видимо, О. А. Петровой, которая выполнила кариологическую часть монографии и провела соответствующие исследования на украинском материале, подведены некоторые итоги этой части комплексного изучения злаков УССР. Из 316 дикорастущих видов злаков флоры Украины непосредственно на украинском материале кариологически изучен 161 вид; при этом для 30 видов числа хромосом были установлены впервые. Для более широко распространенных видов определялось число хромосом для разных популяций, произрастающих в различных природных районах Украины и в неодинаковых экологических условиях. Для более чем половины видов приведены числа хромосом по литературным данным. В этом же разделе указывается, что среди злаков в пределах Украины широко представлены роды с полиплоидными рядами видов: *Elytrigia*, *Agropyron*, *Bromus*, *Bromopsis*, *Avena*, *Calamagrostis*, *Phleum*, *Alopecurus*, *Festuca* и др. Менее широко распространены на Украине роды злаков, для которых полиплоидные ряды не обнаружены, например *Lolium*, *Melica*, *Stipa*. Так, у видов рода *Melica* 18 хромосом (2n), в том числе и у сравнительно недавно описанных видов *M. chrysolepis* и *M. monticola*.

Последний раздел общей части «Эколого-фитоценотические особенности» (с. 22—27) написан Е. Д. Ермоленко. Этот же автор на основе собственных полевых исследований и использования литературных источников, преимущественно геоботанических работ, составил содержательные эколого-фитоценотические характеристики для преобладающего большинства видов злаков, упоминаемых в настоящей монографии. К этому разделу приложена таблица «Эколого-фитоценотическая статистика дикорастущих злаков Украины». Из нее следует, что в равнинной части Украины наибольшее количество видов злаков произрастает в составе лугов (81 вид, как и далее), степей на черноземных и каштановых почвах (64), растительности обнажений, в том числе и в петрофитных (тимьянниковых) степях (60); растительности песков, занятых псаммофитными степями, и на слабо заросших песках (69). В горном Крыму наибольшее количество видов злаков связано с «ксерофильными сообществами приморской полосы» южного берега, где в «разреженных ксерофильных лесах» известно 63 вида, а на «открытых пространствах» — 96 видов, в том числе много однолетников, преимущественно эфемеров, а также на Яйле, с ее довольно разнообразным набором различных типов местообитаний (64 вида). Любопытно, что в Карпатах встречается гораздо меньшее количество видов злаков, чем в горном Крыму; наибольшее их число (48 видов) приводится для «полян, опушек и вторичных лугов» лесного пояса. Таким образом, наибольшее количество видов злаков как истинных анемофилов и на Украине связано с более или менее открытыми ландшафтами.

Далее следуют две таблицы для определения родов злаков Украины: первый ключ (с. 27—35) — обычного типа, основан на признаках генератив-

[2] Следует отметить, что у всех видов злаков изучалось анатомическое строение пластинки листа генеративного побега, второго листа, считая от нижней части соцветия. В меру необходимости изучалась анатомия пластинки листа вегетативных побегов.

ных органов (соцветия, колоски, цветки), а второй (с. 35—40) дан «на основе анатомии листа», преимущественно листовой пластинки. Последний уникален потому, что охватывает все довольно многочисленные роды злаков такой относительно обширной территории, как Украина; однако в ряде случаев он приводит не к одному роду, а к нескольким. Эта таблица делает возможным определение родов злаков по одной пластинке листа.

Перейдем к основной — таксономической части монографии (с. 40—486). Материал в этой части расположен по системе злаков Н. Н. Цвелева, принятой последним в его обработках злаков европейской части СССР («Флора европейской части СССР», т. I, 1974) и в его монографии «Злаки СССР» (1976). В монографии «Злаки Украины» из надродовых таксонов приводятся с краткими диагнозами только трибы; внутри родов секции и ряды не упоминаются. Естественно, что широко известный «Свод дополнений и изменений к „Флоре СССР“, тт. I—XXX» (1973) учтен авторами при решении номенклатурных вопросов, касающихся родов и видов.

Роды снабжены кратким диагнозом и довольно подробным описанием анатомии пластинки листа; последнее приведено в том случае, если во флоре Украины данный род представлен больше чем одним видом. Если же род представлен одним видом вообще или только в пределах УССР, то описание анатомического строения пластинки листа включается в характеристику вида.

Характеристика видов дана весьма разносторонне и развертывается в такой последовательности: номенклатура вида, его краткий диагноз, описание анатомии пластинки листа, число хромосом (на основе литературных данных и личных исследований О. А. Петровой с точным указанием местонахождения экземпляров, с которых были собраны зерновки), антэкология, экология и фитоценология, критические замечания, распространение на Украине, общее распространение; для части видов указано практическое значение (положительное или отрицательное).

В абзаце, где приводятся данные номенклатуры, после русского и латинского названий вида цитируется первоисточник принятого авторами монографии бинома, а также первоисточники приводимых далее синонимов. Цитируется систематически вся обзорная флористико-таксономическая литература по злакам СССР и Украины (Grisebach in Ledebour, «Flora rossica», IV, 1852; Шмальгаузен, «Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа», II, 1897; «Флора СССР», II, 1934; «Флора УРСР», II, 1940; «Визначник рослин України», 1965); цитируется также в меру необходимости обзорная литература по злакам сопредельных стран (Boissier, «Flora orientalis», V, 1884; «Flora Polska», I, 1919; Javorka, «Magyar flora», I, 1924). Использованы все обработки злаков СССР Н. Н. Цвелева в объеме родов или триб, опубликованные в последние годы. Все это отображает достаточно полно номенклатурную «историю» видов злаков флоры Украины.

За номенклатурной частью следует краткий диагноз и вслед за ним описание анатомической архитектоники пластинки листа данного вида с указанием на соответствующий рисунок, помещенный на особых таблицах.

Далее приводятся сведения о числе хромосом, сначала по литературным данным, а затем по оригинальным исследованиям с точными указаниями мест сбора материала для последующего кариологического изучения. Как указано выше, для значительного количества видов впервые было установлено число хромосом (2n).

В следующем абзаце, дана, хотя и сжатая, но достаточно полная характеристика антэкологии вида на основе наблюдения в природе или в питомнике дикорастущих злаков УССР под Харьковом. Указываются часы цветения (пыления), характер пыления, температура и относительная влажность воздуха во время цветения. Делаются ссылки на антэкологическую литературу и сравниваются результаты исследования.

Антэкологические показатели — время цветения (пыления) в определенные часы суток в условиях определенной температуры и относительной влажности воздуха — имеют диагностическое значение. Приведем следую-

щий пример. В степных сообществах широко распространены следующие очень близкие виды типчаков: *Festuca pseudovina* Hack. ex Wiesb., *F. rupicola* Heuff. (=*F. sulcata* (Hack.) Nym.) *F. valesiaca* Gaud., *F. pseudodalmatica* Krajina. Все эти виды имеют близкие, но полностью не совпадающие ареалы и распространены преимущественно в Причерноморско-Казахстанской подобласти степной области Евразии и в соседних с ней областях. Нередко некоторые из этих видов встречаются совместно. В отношении цветения все эти типчаки являются послеполуденными видами, но время пыления в часах у них неодинаково, что было выяснено А. Н. Пономаревым, Ю. Н. Прокудиным и их сотрудниками. Так, у часто встречающихся совместно *F. rupicola* и *F. pseudovina* пыление происходит в следующие часы: у первой с 15 ч 30 мин—16 ч до 18 ч—18 ч 30 мин, а у второй — с 13 ч—13 ч 30 мин до 15 ч.—15 ч 30 мин, т. е. на 1—2 часа раньше, что при эфемерности пыльцы в жаркие часы суток снимает возможность перекрестного опыления; таким образом, в этом отношении эта пара видов является биологически изолированной. Подобная же биологическая (палинологическая) изоляция наблюдается и у *F. valesiaca*, которая пылит с 16 ч до 18 ч—18 ч 30 мин, и *F. pseudovina*. У пары видов — *F. pseudovina* и *F. pseudodalmatica* — имеется частичное перекрытие часов цветения: первая пылит с 13 ч—13 ч 30 мин до 15 ч—15 ч 30 мин, а вторая — с 12 ч—12 ч 30 мин до 14—15 ч; между этими видами в природе встречаются промежуточные формы, вероятно, гибридного происхождения.

Интересен также следующий факт. В горах Крыма, преимущественно в предгорьях и на Яйле, встречается средиземноморский кальцефильный злак *Koeleria lobata* (Bieb.) Roem. et Schult., на Яйле образующий петрофитностепные сообщества на пологих склонах. По времени цветения *K. lobata* — послеполуденный злак; цветет с 13—14 до 19 ч. Из тех же мест Крыма описан очень близкий вид *K. biebersteinii* M. Kaleniczenko (с. 194) с относительно небольшими морфологическими отличиями от первого, но с резко отличным временем цветения — с 4 ч—5 ч 30 мин до 6 ч 30 мин—7 ч. Иногда эти виды встречаются вместе. Видимо, возникшая первоначально разница во времени цветения обусловила биологическую изоляцию части популяций *K. lobata* и возможность последующего накопления морфологических отличий.

Во всяком случае все эти наблюдения заставляют считать биологическую изоляцию, связанную с различиями во времени цветения в течение суток, одной из причин возникновения новых видов.

Перейдем к дальнейшим разделам характеристики видов в рецензируемой монографии.

Антэкологические данные, как и сведения о структуре листовой пластинки, даны почти для всех дикорастущих видов злаков флоры Украины.

В отдельном абзаце дана экологическая и фитоценотическая характеристика вида. Экология (отношение к влаге, засорению, богатству почвы, затенению и другим факторам) формулируется очень сжато — терминологически (например, для *Brachypodium sylvaticum* — сциофит, мегатроф, мезофит, *Stipa pennata* s. str. — мезоксерофит, *S. borysthenica* — псаммомезоксерофит). Гораздо подробнее, но все же сжато, на основе тщательного изучения литературы (главным образом четырехтомной монографии «Рослинність УССР», 1968—1973), а также личного ознакомления в природе с ролью отдельных видов злаков в растительных сообществах дается представление о приуроченности того или иного вида к зональным и подзональным подразделениям Украины — Полесью (лесная зона), лесостепи, полосе разнотравно-типчаково-ковыльных или типчаково-ковыльных степей или к тем или иным высотным поясам в горах Карпат или Крыма, часто с региональным уточнением (Правобережное и Левобережное Полесье, то же для лесостепи и пр.).[3] Указывается приуроченность

[3] Распространение на Украине дается с учетом «Карты ботанико-географических районов Украины» (рис. 1). На этой карте выделено 24 района, которые хорошо отражают зональное распределение растительности на равнине и поясное в горах (Карпаты, горный Крым).

вида к определенному типу растительности или даже формации. Для видов злаков, играющих значительную роль в составе луговых или степных фитоценозов, указывается степень их доминантности — доминант, кондоминант, субдоминант, преимущественно на основе исследований геоботаников. Для некоторых видов, особенно степных, нередко сообщаются сведения о почвенных условиях, а для петрофильных видов — горная порода, с которой они связаны.

В следующем разделе приводятся в меру необходимости критические таксономические замечания к данному виду, а также сведения о его внутривидовой изменчивости. Нередко рассматриваются отличия от близких видов в отношении их морфологических, а иногда и антэкологических признаков, а также отличий в их экологии. Раздел этот читается с большим интересом.

Распространение по Украине дано очень кратко, иногда повторяются сведения, уже сообщенные в эколого-фитоценотическом разделе. Эта краткость вполне оправдана, так как в монографии помещено 165 карт ареалов видов злаков, на которых точками показано распространение всех дикорастущих представителей этого семейства. На части карт показано распространение по УССР одного вида, но чаще — двух, трех, реже больше. Приведены карты трех типов: 1) вся Украина (масштаб примерно 1 : 13 000 000), 2) запад Украины — Закарпатье, Карпаты, бассейн верхнего Днестра (М. около 1 : 3 000 000), 3) Крымский полуостров (М. около 1 : 3 000 000); преобладают первые. Карты запада Украины и Крымского полуострова использованы для нанесения ареалов видов, которые встречаются только в этих частях УССР. Каждая точка на картах обоснована гербарным экземпляром. Эти карты имеют очень большое научное значение.

Общее распространение, как и практическое значение вида (положительное, преимущественно кормовое, и отрицательное, главным образом видов, засоряющих сельскохозяйственные культуры) описаны кратко.

К монографии приложен обширный список литературы (с. 487—502), содержащий не только работы по таксономии злаков, но и по их морфологии и антэкологии. Справочный аппарат, как обычно, включает алфавитные списки русских и латинских названий растений (с. 503—516). В последнее время иногда даже в фундаментальных таксономических сочинениях в указатели латинских названий растений не включаются синонимы или не приведены авторы латинских названий растений. В настоящем труде алфавитный указатель латинских названий растений содержит не только принятые в книге биномы, но и все упоминаемые в ней синонимы с полным указанием авторов и тех и других. Оглавление (с. 517—518) является также перечнем всех описанных в монографии триб (всего их 22) и родов (98) злаков.

Книга прекрасно иллюстрирована. Помимо упомянутых выше 165 карт ареалов видов злаков в пределах УССР, в ней имеется 74 таблицы рисунков, почти все они страничного размера. По своему содержанию таблицы рисунков делятся на четыре типа: 1) преимущественно аналитические рисунки соцветий, колосков, цветков и частей последних, частей листа, а изредка и габитуальные изображения отдельных видов злаков; 2) схематичные рисунки анатомической архитектоники пластинки листа в поперечном разрезе последней с показом основных типов тканей (склеренхима, проводящие пучки, бесцветная паренхима над средней жилкой, моторные клетки эпидермы); 3) анатомическое строение средней жилки пластинки листа на поперечном разрезе последней (при более сильном увеличении); 4) метафазные пластинки хромосом разных видов злаков. Больше всего таблиц первых двух типов с большим количеством рисунков на каждой.

Книга прекрасно издана издательством «Наукова Думка» АН УССР: очень хорошая бумага, четкие шрифты, прекрасно выполненные многочисленные карты и таблицы рисунков, хороший переплет. Опечаток почти нет.

Подведем итоги. Перед нами флористико-таксономическая монография нового типа, явившаяся результатом хорошо продуманной и отлично выполненной коллективной работы.

Новым является широко примененное изучение анатомии пластинки листа злаков, что расширило и углубило диагностику не только видов, но и родов злаков, представленных во флоре Украины. Не менее важным было также широко поставленное антэкологическое изучение почти всех видов злаков флоры республики. Изучение процессов опыления имеет само по себе большое биологическое значение. Уже довольно давно стало известно, что время опыления каждого вида злаков приурочено к определенной части суток с определенными метеорологическими показателями (температура, относительная влажность воздуха), т. е. эти экологические признаки являются видовыми. Знание антэкологии злаков дает возможность определить вероятность межвидовой и межродовой (между видами близких родов) естественной гибридизации, а также основную причину существования фитоценотически симпатрических видов, т. е. близких видов, произрастающих совместно в одних и тех же фитоценозах и не дающих гибридов (причина — разное время цветения в течение суток). Столь широкое по охвату большого числа видов изучение анатомии листа и антэкологии злаков, выполненное Ю. Н. Прокудиным и его сотрудниками, является, видимо, уникальным не только в нашей стране.

Использование кариологических данных уже широко вошло в современную таксономию, но и здесь коллективом, возглавляемым Ю. Н. Прокудиным, проведена большая работа по изучению хромосомных наборов у большого числа видов и притом для нескольких десятков последних впервые.

Большим достоинством этой работы является должное внимание к выявлению роли видов злаков флоры Украины в природном растительном покрове последней.

Таким образом, в данном издании мы действительно имеем новый тип флористико-таксономической монографии с широким эколого-биологическим подходом к изучению видов. Нет сомнения, что значение этого труда далеко выходит за пределы УССР, где непосредственно проводились исследования.

На контртитуле указаны два учреждения — Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР и Харьковский государственный университет им. А. М. Горького. Нужно выразить благодарность Институту ботаники за то, что он издал эту книгу.

Е. М. Лавренко.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 II 1979.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 : 061.6

Левина Ф. Я. Геоботаника в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР: 1965—1972. АН СССР. Бот. ин-т им В. Л. Комарова. Л., «Наука», Ленингр. отделение, 1978. — 175 с., 3 л. портр., 950 экз., 2 р. 10 к.

D. V. LEBEDEV. *F. YA. LEVINA.* GEOBOTANY IN THE V. L. KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE OF THE ACADEMY OF SCIENCES OF THE U. S. S. R.: 1965—1972.

Отдел геоботаники Ботанического института АН СССР, основанный в 1922 г. и руководимый такими крупными учеными, как Н. И. Кузнецов, В. Н. Сукачев, Ю. Д. Цинзерлинг, Е. М. Лавренко, Б. А. Тихомиров, А. А. Корчагин и Л. Е. Родин, внес неоценимый вклад в развитие всех

разделов отечественной геоботаники, в развитие ее теории и методики, в ее практику. Многочисленные труды, вышедшие из Отдела или выполненные ботаниками, в той или иной степени воспитанными в его стенах, составляют богатый фонд в сокровищнице нашей геоботанической литературы. Учесть, каталогизировать этот фонд, сделать его максимально доступным широкому кругу советских и зарубежных исследователей взялась Ф. Я. Левина, сама известный геоботаник. Она стала «летописцем» отдела.

В 1971 г. вышла в свет ее историко-библиографическая монография «Геоботаника в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР: 1922—1964», в которой было учтено и проанализировано 4020 публикаций. Рецензируемая книга, являющаяся естественным продолжением первой и завершающая подведение итогов деятельности отдела геоботаники за 50 лет, содержит сведения о 1539 литературных источниках. Всего же в обоих справочниках, таким образом, дан анализ 5559 работ.

Новый справочник построен по тому же оригинальному плану, что и первая книга. После краткого введения, включающего общий исторический очерк отдела за данный период, идет часть первая, содержащая обзор его экспедиционных (маршрутных и стационарных) исследований; список публикаций (серийных, многотомных, монографических, а также карт); перечень симпозиумов и совещаний, проведенных отделом; характеристику деятельности почвенно-экологической группы с перечнем выполненных ею анализов растений и почв.

Следует отметить, что во «Введении» при перечислении сотрудников лаборатории биогеоценологии им. В. Н. Сукачева почему-то не упомянут ряд лиц (И. А. Банникова, П. Б. Виппер, Е. П. Метельцева, Л. Н. Медведев, Н. И. Пьявченко и др.), хотя они некоторое время работали здесь. Жаль, что не указаны даты формирования лабораторий и групп, не упомянуто, что одно время (после Б. А. Тихомирова) отдел возглавлял А. А. Корчагин, нет дат смен заведующих отделом. А ведь в издании справочного характера, каким является рецензируемая книга, необходимы максимальная информативность и точность.

Вторая часть справочника озаглавлена «Проблемно-тематические группы публикаций». В ней, как и в первой книге, выделены 13 групп и 7 подгрупп работ. В пределах каждой группы и подгруппы в алфавите авторов (а для каждого автора — в хронологическом порядке) расположены краткие, в одну-две фразы, аннотации соответствующих работ с указанием года публикации. По этим данным можно найти их полное описание в третьей части справочника. Здесь нет смысла перечислять группы, но надо отметить отсутствие единого принципа классификации материала. Большое количество групп и подгрупп выделено на основании содержания работ, например: 1) теоретические вопросы геоботаники; 3) методические вопросы; 4) биологическая продуктивность и др., другие — по формальному признаку, например: 9) научно-популярные, 10) рефераты, рецензии, обзоры, информации и др. При этом естественно возникает много вопросов: почему данная работа помещена в ту, а не в другую группу? В ряде случаев вообще не следовало включать работы во вторую часть справочника (Львов Ю. К. [и др.] «Информационный анализ ареалов некоторых арбовирусов», с. 58; Пузаченко Ю. Г. [и др.] «Информационно-логический анализ в медико-географических исследованиях», с. 60, и др.), так как они не имеют отношения к геоботанике, в том числе к «зональной».

Вызывает сомнения сам термин «зональная геоботаника»; вероятно, точнее было бы сказать «региональная геоботаника» или «региональные геоботанические исследования». Представляется очень обедненной 7-я группа (ботаническая география и история развития растительности). В нее следовало бы перенести ряд работ из 2-й группы (зональная геоботаника), например работу К. Н. Игошиной о географических связях флоры Урала (с. 51), статью О. В. Ребристой и В. М. Шмидта о сравнении флор методом ранговой корреляции, статью Б. А. Тихомирова о флоре раскопок таймырского мамонта и многое другое.

В конце второй части помещена таблица, в которой сведены данные о количестве публикаций по группам за 1922—1964 и 1965—1972 гг. При всей условности этих цифр, вызванной условностью классификации, обращает на себя внимание бедность 5-й группы (кормовые вопросы), в которой имеется всего 57 работ, в том числе 51 публикация И. В. Ларина. В 9-й группе (научно-популярные работы) всего 6 работ, и, что особенно разительно, в 13-й (охрана природы) — всего 16 работ, хотя в нее включены, видимо, только те публикации, в которых слово «Охрана» вынесено в заголовок, все же такая скудость группы очень наглядно свидетельствует о том, что даже ботаники долгое время не уделяли должного внимания природоохранительной тематике. Во всяком случае они не говорили о социальном значении проблемы охраны природы в полный голос.

Основное место в книге Ф. Я. Левиной занимает третья часть — «Библиография». В ней также в алфавите авторов, а затем в хронологическом порядке помещены библиографические описания 1539 работ, опубликованных с 1965 по 1972 гг. сотрудниками отдела геоботаники — бывшими и работающими в настоящее время, и учеными, «тесно связанными долгие годы с работами отдела», как говорит автор (с. 4). Такой подход, с одной стороны, значительно может расширить круг лиц, включенных в сферу внимания читателя, и тем самым значительно повысить информативную ценность книги как источника сведений о советской геоботанической литературе. С другой стороны, он неизбежно несколько преувеличивает непосредственный вклад отдела в развитие отечественной геоботаники. Взвешивая все за и против, следует сказать, что при недостаточном количестве библиографической литературы общий баланс авторского решения несомненно положителен.

Надо одобрить также включение в указатель публикаций за период до 1965 г., по тем или иным причинам пропущенных в первой книге. К сожалению, это не было осуществлено применительно к тем исследователям, которые почему-то не попали в список сотрудников отдела (см. выше). Совершенно непонятно, почему не учтены публикации такого выдающегося геоботаника и дендролога, как С. Я. Соколов, хотя в книге помещен его портрет, а труды его за 1926—1964 гг. были описаны в первом справочнике Ф. Я. Левиной. Их следовало бы зарегистрировать так, как это сделано, например, для И. В. Ларина, Т. А. Работнова, В. Б. Сочавы.

В конце третьей части помещен список опубликованных карт.

Справочный аппарат книги состоит из списка сокращений, именного указателя, указателя латинских названий таксонов и синтаксонов (почему-то написано «формаций»). В именном указателе особыми знаками отмечено, работал ли автор в отделе в качестве штатного, временного или прикомандированного сотрудника, был ли он аспирантом или стажером, публиковал ли как сторонний сотрудник свои работы в изданиях Отдела и т. д. Указаны также годы работы в отделе. Такие пометки существенно обогащают указатель и делают его источником ценной дополнительной информации. Но в отношении ряда упомянутых выше сотрудников лаборатории биогеоценологии допущены ошибки.

И еще одно замечание общего порядка. Автор в первой своей книге предлагает периодизацию истории отдела геоботаники: 1-й период — 1922—1931 гг., 2-й — 1932—1941 гг., 3-й — 1941—1945 гг., 4-й — 1946—1972 гг. Годы, охваченные рецензируемой книгой, включены в 4-й период. Таким образом, он растянулся на 27 лет из пятидесяти. Нам кажется, что следовало бы попытаться разделить его на два. Вероятно, границу можно провести где-то в 1956—1957 гг., когда обозначился довольно четкий поворот к стационарным исследованиям. Возможны и другие варианты. Нельзя ли, например, датировать начало 5-го периода включением отдела в работы по МБП? Но ответ на поставленный вопрос должен дать коллектив отдела. Напомним при этом, что в 1981 г. исполняется 50 лет со дня объединения двух академических учреждений — Ботанического сада и Ботанического музея — в Ботанический институт. Видимо, при подготовке к празднованию такой важной юбилейной даты в истории советской

ботаники придется подумать о периодизации послевоенной деятельности института в целом.

Несмотря на ряд спорных моментов в подборе материала, представленного в справочнике, и в его организации, примеры которых мы привели, рецензируемый труд заслуживает несомненно весьма положительной оценки, а автору его следует принести глубокую благодарность за тот ценный вклад, который внесен в историографию и библиографию советской ботаники.

Д. В. Лебедев.

Ленинградский отдел
института истории естествознания и техники
АН СССР.

Получено 12 VII 1978.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 006.3 (47+57)58(208)

VI ДЕЛЕГАТСКИЙ СЪЕЗД ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

V. I. VASILEVICH, O. F. MIKRYUKOVA. THE VI DELEGATE CONGRESS OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY

12—16 сентября 1978 г. в Кишиневе состоялся VI съезд Всесоюзного ботанического общества. В работе съезда участвовало около 900 человек. 428 делегатов представляли 59 отделений и Центральную организацию ВБО.

Съезд открыл президент ВБО академик А. Л. Тахтаджян.

Во вступительном слове он отметил, что в настоящее время все большее значение приобретают вопросы охраны природы, и в частности растительного мира. Он также подчеркнул, что ботаники Молдавии добились больших успехов в области охраны природы и использовании достижений ботаники в сельском хозяйстве.

От имени ЦККП Молдавии, правительства Молдавской ССР участников съезда приветствовал зам. председателя Совета Министров Молдавской ССР **Г. И. Еремей.**

Доклады на пленарном заседании 12 сентября были посвящены рассмотрению ряда актуальных проблем ботаники.

С докладом «Проблемы филогении цветковых растений в свете новейших знаний» выступил **А. Л. Тахтаджян. М. Х. Чайлахян** прочитал доклад «Механизмы регуляции цветения растений». Директор Ботанического сада АН Молдавской ССР **А.-А. Чеботарь** познакомил участников съезда с итогами и перспективами ботанических исследований в Молдавии.

Вечернее заседание 12 сентября было посвящено вопросам охраны растительного мира. Были прочитаны следующие доклады: 1) **Б. П. Колесников, А. М. Семенова-Тян-Шанская, В. И. Парфенов, М. С. Боч.** «Обзор работ по охране растительного мира в СССР за период между V и VI делегатскими съездами ВБО»; 2) **Я. Х. Эйларт.** «Экосистемные основы охраны растительного мира и некоторые международные аспекты этой проблемы»; 3) **П. Л. Горчаковский.** «Тенденция антропогенных изменений растительного покрова Земли»; 4) **Л. П. Николаева.** «Охрана растительного мира Молдавии»; 5) **Р. В. Камелин, В. Н. Тихомиров.** «Принципы отбора видов растений для включения в „Красные книги“ разных рангов».

В конце первого дня работы участникам съезда были показаны 3 кинофильма об охране природы Молдавии.

Во второй день работы съезда, 13 сентября, проводились секционные заседания. Работали следующие секции и подсекции:

1. Рациональное использование и охрана растительного мира. Подсекции: охрана растительного мира, рациональное использование растительных ресурсов.
2. Морфология растений. Подсекции: эмбриология, анатомия, морфология, палинология.
3. Интродукция растений. Подсекции: экологические основы интродукции древесных растений, экологические основы интродукции травянистых растений.
4. Экологическая ботаника. Подсекции: эколого-физиологические основы продуктивности наземных экосистем, физиологические процессы растений в различных биомах, основы степного лесоведения, моделирование продукционного процесса.
5. Флористика и систематика растений. Подсекции: история флоры и растительности, флористические и систематические исследования, альгофлора СССР (преимущественно юго-западных районов), хемосистематика.
6. Палеоботаника (история флоры средиземноморской области и систематика покрытосемянных).
7. Микология (проблемы систематики высших базидиальных грибов, положение дейтеромицетов в общей системе грибов и некоторые вопросы их таксономии).

На секционных заседаниях было заслушано и обсуждено 207 докладов,[1] кроме того, было предствлено 60 стендовых докладов, с которыми участники съезда могли ознакомиться 14 сентября в помещении Ботанического сада.

На пленарном заседании 15 сентября был заслушан отчетный доклад ученого секретаря Общества **В. А. Алексеева** о деятельности ВБО за период между V

[1] Тезисы докладов опубликованы в книге «Тезисы докладов VI делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества». Л., «Наука», 1978.

и VI съездами (1974—1978 гг.)[2] и отчетный доклад председателя Ревизионной комиссии ВБО **Н. Е. Булыгина** (см. ниже). В прениях по отчетным докладам выступили: **М. Ф. Харакоз** (Краснодарское отд.) — упрекнул Оргкомитет съезда в том, что тезисы докладов из Краснодарского отделения не были опубликованы. На это **О. В. Заленский** (Ленинград) ответил, что кураторы отбирали тезисы только по вопросам, определенным тематикой съезда. М. Ф. Харакоз также предложил в целях улучшения охраны природы изменить режим заповедных территорий: запретить туризм, но в то же время разрешить проведение научных экспедиций. **Д. В. Лебедев** (Ленинград) предложил поставить вопрос об издании новых ботанических журналов, в частности преобразовать в журналы ежегодники «Новости систематики высших растений» и «Новости систематики низших растений», подумать о создании региональных журналов, в первую очередь Ботанического журнала Сибирского отделения АН СССР.

Б. Е. Балковский (УБО) подчеркнул важность изучения сорной флоры. **С. С. Харкевич** (Приморское отд.) просил Ботаническое общество оказать помощь региональному Совету по проблеме «Рациональное использование, преобразование и охрана растительного мира» и призвал ленинградских и московских ботаников помочь в подготовке издания «Сосудистые растения Дальнего Востока».

Л. И. Малышев (Новосибирское отд.) рассказал о работе сибирских ботаников и отметил целесообразность издания сводки и атласа по растительным ресурсам Сибири. **Г. И. Галазий** (Иркутское отд.) отметил большое значение гербариев в подготовке ботанических кадров и предложил ускорить организацию гербариев во всех ботанических центрах Сибири. Он попросил Съезд помочь возвратить Иркутский гербарий из Новосибирска (куда он был передан в свое время).

А. А. Яценко-Хмелевский (Ленинград) предложил от имени Комиссии по изменению Устава ВБО подготовить текст нового Устава к следующему съезду.

На съезде были избраны почетные члены Всесоюзного ботанического общества: А. В. Благовещенский, Б. А. Быков, В. Н. Васильев, И. Т. Васильченко, Т. С. Гейдеман, М. М. Голлербах, И. К. Дагис, Т. А. Кезели, М. В. Клоков, Л.-М. Р. Лаасимер, М. В. Марков, Ю. Н. Прокудин, Л. Е. Родин, И. И. Тумаджанов, Л. Н. Тюлина, В. И. Ульянищев, И. Д. Юркевич.

На заключительном заседании была принята резолюция, в которой одобрена деятельность общества за отчетный период и намечены задачи на предстоящее пятилетие (см. Резолюцию).

К. М. Сытник (УБО) предложил провести следующий съезд весной 1982 г., после XIII Международного ботанического конгресса и очередного Съезда КПСС. Это предложение единодушно принято съездом.

После выдвижения кандидатов в члены Совета ВБО и Ревизионную комиссию были проведены выборы.

В результате тайного голосования президентом ВБО избран А. Л. Тахтаджян.

В состав Совета ВБО вошли 101 человек: И. И. Абрамов (Ленинград), В. А. Алексеев (Ленинград), В. Е. Аветисян (Ереван), В. Н. Андреев (Якутск), А. В. Благовещенский (Москва), Ш. О. Бархалов (Баку), Г. З. Бияшев (Алма-Ата), О. Б. Блюм (Киев), И. Х. Блюменталь (Ленинград), Е. Г. Бобров (Ленинград), М. С. Боч (Ленинград), Б. А. Быков (Алма-Ата), В. И. Василевич (Ленинград), И. Т. Васильченко (Ленинград), Г. И. Галазий (Иркутск), А. И. Галушко (Грозный), Т. С. Гейдеман (Кишинев), М. М. Голлербах (Ленинград), Н. С. Голубкова (Ленинград), Т. К. Гордеева (Ленинград), М. В. Горленко (Москва), П. Г. Горовой (Владивосток), П. Л. Горчаковский (Свердловск), А. А. Горшкова (Новосибирск), Т. К. Горышина (Ленинград), А. М. Гродзинский (Киев), В. И. Грубов (Ленинград), И. К. Дагис (Вильнюс), И. Н. Елагин (Красноярск), К. З. Закиров (Ташкент), О. В. Заленский (Ленинград), В. О. Казарян (Ереван), Н. С. Камышев (Воронеж), В. Г. Карпов (Ленинград), Н. Н. Кецховели (Тбилиси), Ш. И. Коган (Ашхабад), Б. П. Колесников (Симферополь), В. И. Комендар (Ужгород), Е. Н. Кондратюк (Донецк), Н. С. Котелина (Сыктывкар), Г. В. Крылов (Воронеж), А. В. Куминова (Новосибирск), Л. А. Куприянова (Ленинград), А. Л. Курсанов (Москва), Л.-М. Р. Лаасимер (Тарту), Е. М. Лавренко (Ленинград), Р. Е. Левина (Ульяновск), Л. М. Лукьянова (Апатиты), Е. Л. Любарский (Казань), В. В. Мазинг (Тарту), И. В. Макарова (Ленинград), К. А. Малиновский (Львов), Л. И. Малышев (Новосибирск), Б. Т. Матиенко (Кишинев), Б. М. Миркин (Уфа), Ю. С. Насыров (Душанбе), Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), А. А. Ничипорович (Москва), П. Н. Овчинников (Душанбе), М. И. Падеревская (Курск), В. И. Парфенов (Минск), А. В. Положий (Томск), Л. И. Попова (Фрунзе), Ю. Н. Прокудин (Харьков), Н. И. Пьявченко (Петрозаводск), Т. А. Работнов (Москва), И. А. Райкова (Ташкент), М. Р. Расулова (Душанбе), Л. Е. Родин (Ленинград), И. Д. Романов (Ленинград), Ф. Н. Русанов (Ташкент), В. М. Свешникова (Ленинград), О. А. Семихатова (Ленинград), Т. И. Серебрякова (Москва), В. В. Скрипчинский (Ставрополь), Н. С. Снигиревская (Ленинград), Л. Б. Соколова (Орджоникидзе), А. К. Скворцов (Москва), В. Б. Сочава (Ленинград), К. М. Сытник (Киев), Л. В. Табака (Рига), А. Л. Тахтаджян (Ленинград), В. Е. Тимофеев (Куйбышев), В. Н. Тихомиров (Москва), А. И. Толмачев (Ленинград), Х. Х. Трасс (Тарту), И. И. Тумаджанов (Тбилиси), Ан. А. Федоров (Ленинград), Т. Э.-А. Фрей (Тарту), С. С. Харкевич (Владивосток), М. К. Хохряков (Ленинград), М. Х. Чайлахян (Москва), А. А. Чеботарь (Кишинев), А. А. Чигу-

[2] В. А. Алексеев. Деятельность Всесоюзного ботанического общества за период между V и VI делегатскими съездами (1974—1978). Бот. журн., 63, 7, 1978.

ряева (Саратов), Н. В. Цицин (Москва), Ю. Р. Шеляг-Сосонко (Киев), Э. А. Штина (Кировск), И. Д. Юркевич (Минск), М. С. Яковлев (Ленинград), К. К. Янкявичюс (Вильнюс), А. А. Яценко-Хмелевский (Ленинград).

В Ревизионную комиссию вошли Л. Н. Алексеенко, З. Г. Беспалова, Н. Е. Булыгин, З. В. Карамышева, Б. Н. Норин, В. Г. Шевченко.

В заключительной части съезда выступил **А. Л. Тахтаджян,** который выразил благодарность участникам съезда за оказанное ему и Совету ВБО доверие. От имени участников съезда он выразил признательность ЦК Коммунистической партии Молдавии и Совету Министров МССР за помощь в проведении съезда. Он поблагодарил молдавских ботаников за большую работу по подготовке и проведению съезда.

В дни работы съезда участники ознакомились с научными лабораториями и коллекциями Ботанического сада АН МССР, с парком «Дендрарий» Министерства коммунального хозяйства МССР, с научными лабораториями и коллекциями НПО «Виерул» и «Кодру», учебным процессом и виноградниками совхоза-техникума «Гратиешти». Для участников съезда были также организованы экскурсии по Кишиневу и на ВДНХ МССР.

16 сентября состоялись экскурсии по Молдавии с целью ознакомления участников съезда с хозяйством, ландшафтами и основными типами растительности Молдавской ССР.

Проведены следующие экскурсии: 1) Заповедник «Кодры» с заездом в музей А. С. Пушкина в с. Пушкино (участвовало 114 человек); 2) Реденское заповедно-охотничье хозяйство (с заездом в с. Пушкино) (участвовало 80 человек), проезжая по этим маршрутам, гости ознакомились с лесами среднеевропейского типа из дуба скального и бука; 3) ксероморфные леса из субсредиземноморского дуба пушистого в Ниспоренском р-не (49 человек); 4) ксероморфные леса южных Кодр и участок заповедных степей в Комратском р-не (37 человек); 5) ландшафты и растительность Приднестровья (поездка по Днестру на катерах от г. Рыбница до г. Дубоссары), по пути ознакомление с лесами среднеевропейского типа на территории проектируемого национального парка близ с. Иванча (участвовало 287 человек).

15 сентября 1978 года в Кишиневе под председательством президента ВБО А. Л. Тахтаджяна состоялось первое заседание нового состава Совета ВБО. На заседании были избраны вице-президенты Общества, его ученый секретарь и Президиум ВБО.

Вице-президентами ВБО избраны: В. А. Алексеев, О. В. Заленский, Т. А. Работнов, К. М. Сытник, А. А. Яценко-Хмелевский.

Ученым секретарем ВБО избран В. И. Василевич.

В состав Президиума ВБО избраны 21 человек. Помимо президента, вице-президентов и ученого секретаря, в состав Президиума ВБО вошли И. Т. Васильченко, М. М. Голлербах, В. И. Грубов, А. Л. Курсанов, Е. М. Лавренко, Л. И. Малышев, Г. Ш. Нахуцришвили, М. Р. Расулова, Л. Е. Родин, О. А. Семихатова, Х. Х. Трасс, С. С. Харкевич, М. Х. Чайлахян, И. Д. Юркевич.

В. И. Василевич, О. Ф. Микрюкова.

ОТЧЕТ РЕВИЗИОННОЙ КОМИССИИ О ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА ЗА ПЕРИОД МЕЖДУ V И VI СЪЕЗДАМИ ВБО

(сентябрь 1973 — сентябрь 1978 гг.)

Ревизионная комиссия, избранная на V делегатском съезде ВБО, регулярно проверяла деятельность Общества по выполнению Устава и резолюции предыдущего делегатского съезда, принимала участие во всех заседаниях Совета и Президиума ВБО, знакомилась с состоянием планово-отчетной и финансовой документации, с отчетами ученого секретаря общества В. А. Алексеева, а также с отчетом за период с 1973 по 1978 г., опубликованным в «Ботаническом журнале» № 7 за 1978 г. Результаты проверки деятельности ВБО обсуждались на годичных отчетных собраниях Общества и заседаниях Президиума ВБО.

Отчетный период в деятельности ВБО характеризовался заметным повышением активности всех его территориальных и функциональных подразделений. В четырех союзных республиках (Белорусской, Грузинской, Литовской и Украинской) успешно функционируют республиканские ботанические общества, из которых наиболее представительным является Украинское, состоящее из 1882 действительных и 24 почетных членов; 553 ботаников объединяет ботаническое общество Белоруссии, 406 — Грузии, 127 — Литвы.

Весьма многочисленной является Центральная организация ВБО, насчитывающая в настоящее время 858 членов, в том числе 702 работающих в Ленинграде.

В системе Общества созданы и успешно функционируют 59 отделений, 11 из которых объединяют по 100 и более членов (Московское — 306, Узбекское — 160, Молдавское — 156, Армянское — 145, Новосибирское 130 и др.).

В настоящее время ВБО имеет свои филиалы — отделения во всех союзных, в 14 автономных республиках и 29 городах РСФСР.

В трех автономных республиках — Калмыцкой, Коми и Марийской — отделения ВБО были созданы за отчетный период.

Возросший уровень организаторской работы способствовал существенному росту организаций — коллективных членов ВБО, число которых достигло 70. Особенно активными в этом отношении были Белорусское и Украинское ботанические общества, а также Северо-Казахстанское, Приморское, Юго-Восточное и ряд других отделений.

В Центральной организации и в республиканских ботанических обществах успешно работали около 100 секций и комиссий, часть из которых были организованы в истекшем пятилетии (секция охраны растительного мира при Молдавском отделении, комиссия по изучению дикорастущих ягодников и Комиссия по дендроиндикации при секции лесоведения и дендрологии в Центральной организации и др.).

Эффективными мероприятиями Общества являлись проводимые ежегодно общие собрания, юбилейные и научные сессии, дискуссии, всесоюзные и региональные совещания, международные симпозиумы по различным проблемам ботаники, позволяющие широко рассматривать те или иные научные и научно-организационные вопросы, не ограничиваясь внутриведомственными рамками. В отчетный период Центральной организацией, республиканскими обществами и региональными отделениями ВБО было организовано свыше 30 всесоюзных совещаний, многие из которых были проведены совместно с Научным советом по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» и с соответствующими ботаническими учреждениями на местах.

В Ленинграде ежегодно проводилось 1—2 общих собрания ВБО.

Отличительная особенность работы Общества за отчетный период состояла в том, что все его подразделения приняли в качестве первостепенных разные направления природоохранительной деятельности. Значительно усилилась работа по пропаганде ботанических знаний и вопросам охраны флоры и растительности. Члены республиканских обществ, Центральной организации, отделений ВБО прочли свыше 50 тысяч научно-популярных лекций и докладов, провели около 10 тысяч тематических экскурсий, широко использовали в пропагандистской работе телевидение, радио, периодическую печать. Осуществлялась значительная издательская деятельность. Большая работа была осуществлена по организации и проведению ботанических олимпиад и конкурсов среди школьников.

Ревизионная комиссия отмечает, что наряду с проведением работы в традиционных направлениях все четче вырисовываются контуры новых ее форм — возрастающее сотрудничество подразделений Общества с учреждениями прикладных отраслей, местными советскими и партийными органами. Итогом такого плодотворного сотрудничества является более оперативная реализация практических рекомендаций ботаников по охране и обогащению флоры и растительности, рациональному использованию растительных ресурсов страны.

О работе Совета и Президиума ВБО

Одной из основных задач Общества в период между V и VI съездами была организация и проведение в 1975 г. XII МБК.

В составе Оргкомитета работали многие члены Совета и Президиума ВБО, а непосредственную подготовку к Конгрессу осуществляли свыше 600 членов ВБО Центральной организации, других отделений и республиканских обществ ВБО.

Большое место в работе Президиума и Совета Общества занимала организация всесоюзных совещаний, научных дискуссий, юбилейных сессий и общих собраний ВБО.

На регулярно проводимых заседаниях Совета и Президиума Общества решались вопросы текущей деятельности Общества, заслушивались отчеты ученого секретаря ВБО, председателей отделений и секций Центральной организации, рассматривались планы работы Общества, вопросы подготовки к VI делегатскому съезду. Дважды обсуждались отчеты редколлегии «Ботанического журнала».

Реализуя решения V съезда ВБО, Президиум Общества внес ряд изменений в подразделение Центральной организации на секции и комиссии.

В 1974—1977 гг. Президиумом ВБО была организована перерегистрация всех членов Общества и осуществлена подготовка к публикации справочника «Всесоюзное ботаническое общество», являющегося по существу адресной книгой действительных и почетных членов ВБО. Эта большая, нужная и кропотливая работа одновременно позволила выявить значительное число лиц (свыше 1300), по различным причинам выбывших из ВБО, но значащихся в его составе.

Во избежание подобного положения в будущем Президиуму следует рассмотреть вопрос об организации более оперативного учета членов Общества.

Ревизионная комиссия вынуждена также констатировать, что до сих пор не реализованы ее неоднократные рекомендации о выборе ученого секретаря для Центральной организации, хотя очевидно, что ученому секретарю ВБО очень трудно совмещать сложные и многообразные функции руководства деятельностью Центральной организации и региональных отделений Общества, особенно сравнительно недавно организованных.

Ревизионная комиссия считает, что возможности Общества по организации новых отделений ВБО пока что реализованы не полностью. В перспективном плане развития ВБО следует предусмотреть создание отделений в таких городах, как Барнаул, Сахалинск и других, где проводятся ботанические исследования, но не имеется еще отделений ВБО. Необходимо решить вопрос об организации новых республиканских

обществ, особенно в республиках, имеющих несколько территориальных отделений или секций (Казахская ССР, Азербайджанская ССР и др.).

Из-за безвременной кончины члена Президиума ВБО Б. А. Тихомирова порученная ему в соответствии с решением V делегатского съезда ВБО работа по внесению изменений и дополнений в Устав Общества оказалась незаконченной, поэтому Совету и Президиуму ВБО нового состава необходимо завершить эту работу и вынести подготовленный вариант Устава ВБО на рассмотрение очередного делегатского съезда.

Ревизионная комиссия считает, что Совету и Президиуму Общества следует уделять больше внимания координации работы существующих проблемных Советов по различным направлениям ботанической науки. В целом же деятельность руководящих органов ВБО в отчетный период была достаточно активной и, по мнению Ревизионной комиссии, заслуживает высокой оценки.

Работа секций и комиссий Центральной организации ВБО

При Центральной организации созданы и работают 10 секций и 11 комиссий, основными направлениями деятельности которых в отчетный период являлись регулярное проведение заседаний с обсуждением тематических докладов и научных сообщений; организация и проведение расширенных (включая всесоюзные) совещаний и симпозиумов; проведение выездных заседаний в различных городах СССР; организация совещаний, посвященных памяти выдающихся ученых или юбилейным датам; публикация тезисов и материалов совещаний, тематических сборников, монографий; выступления членов секций и комиссий с научно-популярными докладами и лекциями, выступления в периодической печати, по радио и телевидению, организация и проведение биологических олимпиад среди школьников и студентов вузов.

За истекшее пятилетие секции и комиссии Центральной организации провели 340 заседаний и совещаний, на которых было заслушано около 1000 докладов и сообщений. Особенно активно работали секции: альгологическая (председатель И. В. Макарова, ученый секретарь О. Я. Чаплыгина), болотоведения (председатель М. С. Боч, ученый секретарь Т. К. Юрковская), лесоведения и дендрологии (председатель А. А. Корчагин, ученый секретарь С. А. Дыренков), физиологии и биохимии растений (председатель О. А. Семихатова, ученый секретарь Т. Г. Маслова), флоры и растительности (председатель И. Т. Васильченко, ученый секретарь Л. И. Васильева), анатомии и морфологии (председатель М. С. Яковлев, ученый секретарь З. И. Никитичева), микологическая (председатель М. К. Хохряков, ученый секретарь Т. А. Тарунина). Хорошо была организована работа комиссий по исследованию растительности высокогорий (председатель А. И. Толмачев, ученый секретарь Л. И. Иванина), по математической геоботанике (председатель В. И. Василевич, ученый секретарь Т. В. Бибикова), по биологическому повреждению материалов (председатель Ю. П. Нюкша, ученый секретарь И. Г. Каневская), по охране растительности (председатель А. М. Семенова-Тян-Шанская, ученый секретарь Т. А. Парибок), по изучению дикорастущих ягодников (председатель А. Ф. Черкасов, ученый секретарь С. Я. Тюлин).

Многие секции и комиссии, не ограничиваясь проведением традиционных заседаний, организовывали крупные всесоюзные совещания, юбилейные сессии, дискуссии и выездные заседания.

Положительным в работе Центральной организации являлось проведение совместных заседаний секций и комиссий ВБО, ВБО и ВГО АН СССР, а также заседаний совместно с научно-исследовательскими и проектными институтами, кафедрами вузов, производственными организациями. Такую прогрессивную форму работы практиковали альгологическая секция, секция лесоведения и дендрологии, болотоведения, комиссия по охране растительности.

Ревизионная комиссия считает необходимым особо отметить организацию секцией лесоведения и дендрологии совместно с комиссией лесов ВГО обсуждения проекта «Основ лесного законодательства Союза ССР и союзных республик», следствием чего явилось внесение определенных поправок в окончательный текст этого документа, принятого Верховным Советом СССР и введенного в действие с 1 января 1978 г.

Большим достижением явилась подготовка и издание монографического справочника «Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране». Это — коллективный труд многих ботаников различных районов нашей страны под общей редакцией А. Л. Тахтаджяна. Комиссия по номенклатуре растений осуществила перевод на русский язык и публикацию «Международного кодекса ботанической номенклатуры—1972» и «Международного кодекса номенклатуры культурных растений—1969». Эта же комиссия принимала активное участие в обсуждении поправок и дополнений к «Ботаническому кодексу», выносимых на XII МБК. Комиссия работает в тесном контакте с Международной ассоциацией таксономистов растений (МАТР), президентом которой единогласно избран А. Л. Тахтаджян, а 10 советских ботаников избраны в различные комитеты МАТР.

Положительным в деятельности научных подразделений Центральной организации Ревизионная комиссия считает участие и выступления с докладами на заседаниях секций и комиссий крупных зарубежных специалистов. В отчетный период зарубежные ботаники делали доклады на заседаниях следующих секций: альгологической (Е. Скальны и Я. Семинская, ПНР; П. Б. Стоянов, СФРЮ), болотоведения (Х. Щёрс, Швеция), палинологии (Е. А. Стенди, США), флоры и растительности (О. Муньис,

Куба, У. Томас, США) и др. Следует и дальше развивать эту полезную форму творческого общения советских и зарубежных ботаников.

Многие секции и комиссии Центрального отделения являются общепризнанными научными центрами, объединяющими усилия ботаников различных ведомств, работающих в научном профиле секции. Однако у подразделений Центральной организации имеются еще значительные и пока еще недостаточно используемые резервы по усилению помощи переферийным отделениям ВБО по укреплению творческих контактов с научно-исследовательскими и проектными институтами, ботаническими кафедрами вузов и университетов, по усилению влияния на деятельность производственных организаций, особенно в области охраны природы и рационального использования растительных ресурсов.

Деятельность республиканских обществ и отделений ВБО

В отчетный период в системе Общества, помимо Центральной организации, функционировали 4 республиканских ботанических общества и 55 отделений. Из них 10 созданы в союзных республиках (в Азербайджанской, Армянской, Казахской, Киргизской, Латвийской, Молдавской, Таджикской, Туркменской, Узбекской; Эстонской), 13 отделений работают в автономных республиках РСФСР (в Башкирской, Бурятской, Дагестанской, Кабардино-Балкарской, Калмыцкой, Карельской, Коми, Марийской, Мордовской, Центрально-Кавказской, Чечено-Ингушской, Чувашской и ЯкутскойА ССР), остальные отделения — в областных городах Российской Федерации.

Таким образом, в настоящее время филиалы ВБО созданы и действуют во всех союзных республиках и в подавляющем большинстве автономных республик РСФСР (за исключением Тувинской и Удмуртской).

Отмечая широкий охват филиалами ВБО ботанических центров нашей страны как очевидное достижение организаторской деятельности руководящих органов Общества, Ревизионная комиссия в то же время считает, что необходимо и в дальнейшем не ослаблять работы по организации новых отделений ВБО, по совершенствованию структуры Общества.

У республиканских ботанических обществ и всех отделений ВБО имеются еще значительные резервы по вовлечению в Общество новых членов-коллективов. Такую полезную форму членства ВБО пока что практикуют далеко не все отделения ВБО. Не снимается с повестки дня и работа по вовлечению в Общество отдельных ботаников или ботанических коллективов (кафедр, научно-исследовательских институтов, ботанических садов, лесных и сельскохозяйственных опытных станций и т. д.). При подготовке настоящего делегатского съезда Оргкомитет был вынужден отклонить несколько десятков представленных на Съезд докладов только потому, что их авторы не являются членами ВБО. Этот факт свидетельствует о том, что в нашей стране имеется еще немало плодотворно работающих ботаников или лиц, по роду своей деятельности тесно связанных с ботаникой, которые, однако, не придают серьезного значения своей принадлежности к Всесоюзному ботаническому обществу.

За период между V и VI делегатскими съездами ВБО республиканские общества и отделения выполнили значительную и разнообразную научно-организационную и пропагандистскую работу. Было проведено около 2500 заседаний, всесоюзных и региональных совещаний, симпозиумов, научных сессий, на которых заслушано и обсуждено свыше 4500 докладов.

Крупнейшее республиканское общество — Украинское (президент К. М. Сытник, ученый секретарь В. С. Ткаченко) — провело 4 всесоюзных совещания, 14 конференций, 3 симпозиума и VI делегатский съезд Общества. За истекшее пятилетие украинскими ботаниками сделано около 1100 научных докладов и прочитано свыше 16 000 научно-популярных лекций.

Второе по величине Белорусское республиканское ботаническое общество (президент И. Д. Юркевич, ученый секретарь Н. Ф. Ловчий) провело свыше 200 различных научных заседаний с обсуждением около 600 докладов. Активисты Общества прочитали 5200 лекций и научно-популярных докладов, организовали 1341 экскурсию и 291 выступление по радио и телевидению. Белорусские ботаники провели крупное совещание по актуальной проблеме «Применение лесной типологии при лесоустройстве и почвенно-типологическом исследовании Государственного лесного фонда» (совместно с Белорусским лесоустроительным предприятием Всесоюзного объединения «Леспроект» и Научным советом по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира»). Общество принимало активное участие в работе выездной сессии этого Совета в 1976 г., на которой были подведены итоги ботанических исследований в СССР в текущем пятилетии и перспективы их развития в десятой пятилетке, рассмотрены научно-организационные отчеты о деятельности заповедников.

Активно работали Грузинское (президент Н. Н. Кецховели, ученый секретарь Т. А. Кезели) и Литовское (председатель И. К. Дагис, ученый секретарь В. М. Малишаускене) республиканские ботанические общества. Грузинские ботаники провели 3 республиканские научные сессии, на которых широко обсуждались вопросы охраны и рационального использования растительного мира республики. Важно, что в Грузии эта работа проводится в тесном контакте с Госкомитетом по охране природы Совета Министров Грузинской ССР.

Литовские ботаники в отчетный период провели 52 общих собрания, на которых, помимо обсуждений результатов исследований, осуществляемых в республике, также обсуждались доклады ботаников других отделений ВБО и зарубежных стран (ГДР, ЧССР).

Ревизионная комиссия отмечает также активную деятельность Московского, Саратовского, Эстонского, Якутского отделений. Улучшили работу Приморское, Кольское и Калининградское отделения. Хорошо работало в истекшем пятилетии Молдавское отделение (председатель Т. С. Гейдеман, ученый секретарь К. Р. Витко), проведшее очень большую и заслуживающую благодарности организационную работу по подготовке VI делегатского съезда Общества.

В соответствии с резолюцией V съезда ВБО, считавшего первоочередной задачей Общества подготовку и проведение XII МБК, республиканские общества и многие отделения выполнили значительную научно-организационную работу, связанную как с участием в МБК, так и с организацией ботанических экскурсий для советских и зарубежных делегатов Конгресса.

Характерной особенностью деятельности большинства отделений ВБО в отчетный период явилось заметно возросшее внимание к решению проблем охраны природы, сохранения уникальных природных комплексов, редких и исчезающих видов, фитооптимизации окружающей среды. Все шире в практику деятельности отделений Общества входит тесное сотрудничество с учреждениями прикладных отраслей и производственными организациями, с местными советскими и партийными органами. Положительным итогом подобного сотрудничества является создание новых заповедников (например, Каменский заповедник в Карелии) и заказников, более оперативная и успешная реализация рекомендуемых природоохранительных мероприятий. Вместе с тем Ревизионная комиссия отмечает, что республиканские отделения Средней Азии и Закавказья, несмотря на озабоченность, выраженную в Резолюции V делегатского съезда ВБО, недостаточно активны в решении проблемы сохранения уникальных арчевых лесов.

Природоохранительный аспект деятельности всех отделений Общества требует постоянного развития и укрепления. Необходимо смелее и настойчивее выдвигать и хорошо обосновывать проекты и рекомендации, связанные с охраной и рациональным использованием растительного мира. Заслуживают серьезного внимания такие формы работы, как организация выездных сессий, посвященных вопросам лесоразведения, озеленения, пастбищного хозяйства, оценке состояния растительности отдельных регионов и ее охраны, а также актуальным проблемам использования растительных ресурсов в различных отраслях народного хозяйства.

Ревизионная комиссия обращает внимание на то, что научно-организационный потенциал некоторых отделений Общества используется еще недостаточно для дальнейшего совершенствования и повышения эффективности их деятельности (Амурское, Кабардино-Балкарское, Северо-Казахстанское, Таджикское, Магаданское, Чувашское отделения).

Издательская деятельность ВБО

V делегатский съезд ВБО предложил ряд мероприятий по улучшению издательской деятельности Общества, большинство из которых выполнены.

Редакционная коллегия «Ботанического журнала» — органа Всесоюзного ботанического общества — по решению съезда

— открыла новый раздел «Охрана растительного мира», в котором регулярно публикуются статьи и краткие сообщения по вопросам охраны растений, ландшафтов и экологических систем,

— усилила в журнале раздел критики и библиографии,

— организовала широкую информацию о подготовке и итогах работы XII Международного Ботанического Конгресса.

В то же время в журнале все еще мало публикуется статей общетеоретического и обзорного характера и слабо освещается проведение ботанических совещаний за рубежом. В целом же журнал достаточно полно отражает научную жизнь в области ботаники в нашей стране и успешно выполняет возложенные на него задачи. За отчетный период в «Ботаническом журнале» было опубликовано свыше 1000 работ, в том числе много оригинальных научных статей, имеющих существенное значение в развитии ботанической науки. Следует выразить благодарность редколлегии «Ботанического журнала» и особенно главному редактору академику Е. М. Лавренко, его заместителям Б. Н. Норину и М. С. Яковлеву, бывшему секретарю редакции Г. Г. Левину, уделявшим много внимания и сил печатному органу ВБО.

Из изданий Общества отчетного периода особо следует отметить коллективную сводку «Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране», созданную под редакцией А. Л. Тахтаджяна, справочник «Всесоюзное ботаническое общество», монографии Х. Х. Трасса «Геоботаника. История и современные тенденции развития» и В. В. Скрипчинского «Фотопериодизм — его происхождение и эволюция», а также публикацию «Международный кодекс номенклатуры культурных растений» и публикацию тезисов докладов VI и VII Всесоюзных совещаний по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий, V Всесоюзного совещания по классификации растительности и VI делегатского съезда Общества.

В дальнейшем требуется обратить внимание на расширение изданий научно-популярной литературы по вопросам ботаники и охраны растительного мира. Руководящим органам ВБО необходимо вновь войти в Президиум АН СССР с ходатайством о предоставлении Обществу права изданий, минуя книжное издательство «Наука».

О финансовой деятельности ВБО

Ревизионная комиссия констатирует правильность ведения в Обществе бухгалтерского учета, финансовой и другой документации в соответствии с номенклатурой делопроизводства.

Как по приходу, так и по расходу средств нарушений сметно-финансовой документации не имеется. В отчетный период ежегодные расходы средств Общества составляли от 7.12 до 9.53 тыс. руб.

В том числе:

а) ежегодные расходы на проведение плановых научных заседаний, совещаний и конференций, съезда; издательская деятельность, печатание карточек по перерегистрации членов ВБО — от 4.39 до 5.15 тыс. руб.,

б) расходы на командировки по организации деятельности ВБО и руководство работой Отделений — от 0.12 до 2.50 тыс. руб. в год,

в) выплата зарплаты штатному аппарату Общества — от 2.06 до 3.90 тыс. руб. в год.

Вместе с тем Ревизионная комиссия отмечает, что как в Центральной организации, так и в отделениях ВБО все еще имеется значительное число членов Общества, несвоевременно уплачивающих членские взносы. Не все члены-коллективы своевременно производят соответствующие отчисления на счет ВБО, не ежегодно выполняется план отчислений на счет Центральной организации отделениями Общества. Последнее отчасти происходит из-за недостаточно четкой формулировки в Уставе ВБО положения об отчислениях.

Ревизионная комиссия считает, что все отмеченные недостатки требуют неотложного устранения.

Предложения Ревизионной комиссии

В целях дальнейшего улучшения работы Общества Ревизионная комиссия рекомендует.

1. Президиуму и Совету ВБО, Президиумам и Советам республиканских ботанических обществ, руководящим органам отделений, секций и комиссий

а) больше уделять внимания дальнейшему укреплению творческих контактов с научно-исследовательскими институтами и их ботаническими подразделениями, с ботаническими и растениеводческими кафедрами вузов, с проектными и производственными организациями, местными советскими и партийными органами при решении вопросов охраны и обогащения флоры и растительности, рационального использования растительных ресурсов; более активно выдвигать и хорошо обосновывать природоохранительные мероприятия, настойчиво добиваться их реализации; шире практиковать проведение выездных заседаний, сессий и конференций по актуальным вопросам развития ботаники и использования достижений ботанической науки в практике народного хозяйства нашей страны;

б) в соответствии с решениями июльского (1978 г.) Пленума ЦК КПСС обратить особое внимание на развитие ботанических исследований, способствующих повышению эффективности сельскохозяйственного производства;

в) усилить организационную работу в подразделениях ВБО, активнее вовлекать в Общество новые члены-коллективы, не ослаблять внимания к индивидуальному приему в ВБО ботаников и лиц прикладных специальностей, связанных с теми или иными направлениями ботанической науки.

2. Совету и Президиуму Общества

а) завершить работу по внесению изменений и дополнений в Устав ВБО и вынести подготовленный новый вариант Устава на рассмотрение очередного делегатского съезда Общества;

б) в перспективном плане развития ВБО предусмотреть организацию новых республиканских ботанических обществ, особенно в тех союзных республиках, где уже имеются несколько отделений или секций (Армянская, Азербайджанская, Казахская, Молдавская ССР), а также — создание новых отделений Общества в автономных республиках РСФСР (Тувинская, Удмуртская) и в областных городах, имеющих вузовские кафедры или другие научные центры, проводящие ботанические исследования (Архангельск, Барнаул, Вологда, Калинин и др.);

в) больше уделять внимания сравнительно недавно созданным или вновь создаваемым Отделениям, чаще практиковать выезд членов Совета и Президиума ВБО в периферийные отделения для оказания им помощи в работе;

г) рассмотреть вопрос о координации деятельности существующих Проблемных Советов по различным направлениям ботанической науки;

д) создать постоянно действующую комиссию по расширению и укреплению международных связей советских ботаников;

е) войти с ходатайством в Президиум АН СССР о предоставлении Обществу права издания литературы, минуя книжное издательство «Наука», рассмотреть вопрос о созда-

нии академического журнала «Флора, растительность, их охрана и рациональное использование», больше уделять внимания увеличению количества изданий научно-популярной ботанической литературы.

3. Президиуму ВБО

а) решить вопрос об избрании ученого секретаря для Центральной организации Общества;

б) активнее привлекать секции и комиссии Центральной организации для оказания помощи в работе отделениям Общества, чаще заслушивать на заседаниях Президиума отчеты председателей Отделений, секций и комиссий, особенно тех, которые ослабили свою работу.

4. Редколлегии «Ботанического журнала» больше публиковать общетеоретических и обзорных статей, регулярно освещать материалы ботанических совещаний, проводимых за рубежом. Организовать публикацию докладов, прочитанных на пленарных заседаниях VI делегатского съезда ВБО и его секций.

Председатель Ревизионной комиссии *Н. Е. Булыгин*,
члены комиссии *Л. Н. Алексеенко*, *З. Г. Беспалова*, *З. В. Карамышева*,
Б. Н. Норин, *В. Г. Шевченко*.

РЕЗОЛЮЦИЯ
VI ДЕЛЕГАТСКОГО СЪЕЗДА ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

VI делегатский съезд с удовлетворением отмечает, что советские ботаники, выполняя решения XXIV и XXV съездов КПСС, добились значительных успехов в развитии всех разделов ботанической науки и внедрении ее достижений в народное хозяйство. Ботанические научные учреждения страны уделяют все большее внимание разработке важнейших проблем теоретической ботаники, а также актуальным вопросам филогении, геоботаники, фитофизиологии, охраны и рационального использования растительного мира в СССР, эмбриологии, анатомии, морфологии, палинологии, интродукции и экологии растений. Ботаники Советского Союза шире и глубже применяют математические методы для изучения продукционного процесса, системный подход при реконструкции растительного покрова прошлых эпох, усиливают хемосистематические, палеоботанические, флорогенетические и хорологические исследования. Новых успехов добились ботаники в области изучения филогенетических связей и основных эволюционных тенденций огромных групп грибов и водорослей.

Съезд отмечает также важные успехи в различных областях ботаники, достигнутые за последние пятилетия молдавскими учеными.

Съезд с удовлетворением отмечает, что за последние 5 лет в действительные члены Общества принято 1785 человек и ко времени проведения Съезда число членов Общества превысило 7000. Организовано 2 новых отделения ВБО, и к 1978 г. их число достигло 59. За отчетный период проведены XII Международный ботанический конгресс и ряд крупных всесоюзных совещаний по актуальным проблемам ботанической науки. Вместе с тем в деятельности ВБО имеются определенные упущения, недостатки и нерешенные вопросы.

Заслушав и обсудив отчет о деятельности ВБО за период с 1973 по 1978 г. и доклад Ревизионной комиссии, VI делегатский съезд ВБО постановляет.

Одобрить деятельность Общества и его руководящих органов за отчетный период. Утвердить отчетный доклад ученого секретаря ВБО о деятельности ВБО с сентября 1973 по сентябрь 1978 г.

Утвердить отчет Ревизионной комиссии за тот же срок.

VI делегатский съезд рекомендует принять за основу дальнейшей деятельности ВБО следующие положения.

1. Считать задачей первостепенной важности всемерное содействие выполнению решений ЦК КПСС и Совета Министров СССР по сельскому хозяйству, развивая в связи с этим исследования в области ботанического ресурсоведения и геоботаники (луговедение, лесоведение, болотоведение).

2. Считать необходимым широкое развертывание работ в области рационального использования и охраны растительного мира, в первую очередь по следующим комплексным проблемам.

а) Обоснование мер и способов использования и восстановления всех видов растительных ресурсов, обеспечивающих беспрерывность поступления в сферу общественного производства пищи и сырья растительного происхождения. Эти обоснования должны содействовать сохранению состава и экологических параметров используемых экосистем во всех природных зонах. Особую роль в решении этой проблемы играют такие разделы ботанической науки, как фитоценология, ботаническое ресурсоведение и их отраслевые подразделения — агроботаника, лесоведение, луговедение, болотоведение, и интродукция растений и т. д.

б) Участие совместно с представителями наук естественного (география, зоология, почвоведение и т. п.) и социально-экономического циклов в разработке и обосновании принципов и методов совершенствования общего и текущего учета растительных ресурсов и составления их союзного и республиканских кадастров и бонитировочных шкал.

в) Участие совместно со специалистами других отраслей научных знаний в разработке различных экологических прогнозов ближайшего и отдаленного будущего состояния растительного мира и его ресурсов в связи с прогрессирующим воздействием научно-технической революции на растительный мир и природу в целом.

г) Участие в работах по систематическому наблюдению за состоянием растительного мира, рассматривая его как индикатор процессов, происходящих в окружающей среде, в системе развивающейся в стране службы мониторинга.

д) Расширение исследований по изучению нарушений в протекании нормальных биогеохимических циклов круговорота веществ и энергии, происходящих в растительном мире под воздействием техногенеза (научно-технического прогресса). В связи с этим необходимо расширить исследования по экологической физиологии растений в условиях изменяющейся среды.

е) В течение предстоящей пятилетки (до 1985 г.) закончить выявление всех редких и исчезающих видов растений флоры СССР, союзных республик и отдельных регионов страны с составлением соответствующих «Красных книг» и списков видов, подлежащих государственной охране. В этих списках, кроме высших растений, по возможности учитывать также грибы, водоросли и другие отделы низших растений.

3. Считать существенной задачей ботаников Советского Союза активное участие в работе международной программы ЮНЕСКО «Человек и биосфера». Создать при Обществе инициативную группу, задачей которой явятся организация и координация работы секций и комиссий ВБО по программе «Человек и биосфера».

4. Обратить особое внимание на необходимость координации перспективного планирования ботанических исследований, направленных на решение наиболее актуальных проблем. Просить проблемные Научные советы уточнить перспективные планы ботанических исследований на ближайшую пятилетку и последующие 20 лет.

5. Считать необходимым организацию в рамках СЭВ международных проектов и программ, объединяющих усилия ботаников социалистических стран по изучению естественного растительного покрова, его картированию и сохранению. (Подготовка определителей высших и низших растений Карпат, создание геоботанической карты Европы).

6. Поручить Совету ВБО совместно с Научным советом по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» подготовить материалы и ходатайствовать перед правительством о принятии Постановления Совета Министров СССР и Советов министров союзных республик о порядке подготовки проектной документации по устройству охраняемых законом территорий (заповедники, национальные парки, заказники, памятники природы и др.), а также о порядке осуществления этих проектов.

7. Считать целесообразным содействовать расширению сети ботанических садов СССР, в первую очередь в районах интенсивного экономического развития, отличающихся экстремальными экологическими условиями.

VI делегатский съезд ВБО просит руководство Молдавской республики принять меры к сохранению и охране древесных насаждений парка «Дендрарий», представляющих значительный научный и практический интерес. Съезд считает наиболее целесообразной формой сохранения и развития парка «Дендрарий» создание на его базе республиканского дендрария в системе Министерства коммунального хозяйства МССР.

8. Обсудить на специальном Всесоюзном совещании вопрос о подготовке новых учебных пособий по различным разделам ботанической науки.

9. Отделениям ВБО усилить работу по ботаническому просвещению как существенной части экологического образования населения.

10. Рекомендовать ботаническим учреждениям расширить выпуск научно-популярных изданий, освещающих различные аспекты ботаники и охраны растительного мира.

Съезд выражает большую благодарность Центральному Комитету КП Молдавии, Совету Министров МССР, Президиуму АН МССР, Молдавскому отделению ВБО и коллективу Ботанического сада АН МССР за предоставленную возможность провести VI съезд в Кишиневе, ознакомиться с научной деятельностью молдавских ботаников и совершить интересные ботанические экскурсии.

Охрана растительного мира

1. Съезд обращает внимание на отсутствие предусмотренного законодательством научно-технического документа — кадастра земель (в том числе сельскохозяйственного использования), являющегося необходимым элементом контроля за рациональным природопользованием всех видов земель и охраной растительного покрова страны. Съезд ВБО полагает обязанностью ботаников СССР участие в создании кадастра земель в разделах, касающихся растительного покрова страны.

2. Съезд рекомендует обращать особое внимание на изучение растительного мира горных стран как хранителей большого разнообразия генетического фонда ценных растений, входящих в состав наиболее уязвимых и легкоранимых экосистем, выполняющих исключительно важные защитные и средообразующие функции.

Съезд с сожалением констатирует неудовлетворительное состояние растительного мира горных стран среднеазиатских союзных республик и Казахстана, находящегося в критическом состоянии из-за неконтролируемого и беспощадного хозяйственного использования, и просит правительства указанных республик принять действенные

меры для сохранения растительного мира их горных территорий. В первую очередь это относится к можжевеловым (арчевым), фисташковым и ореховым лесам и редколесьям Тяньшаня, Памироалая и Туркмении.

3. В связи с разрушительным влиянием разных форм техногенных воздействий на растительный мир тундровой зоны, обусловленных развитием нефтегазовой и горнорудной промышленности и интенсивным хозяйственным освоением тундровой зоны,

а) просить Совет Министров РСФСР принять действенные меры по проведению в жизнь его постановления от 16 мая 1959 г. «Об установлении защитных полос в северной части предтундровых лесов»;

б) просить Совет Министров СССР принять специальное постановление об охране оленьих пастбищ и регламентации их использования, запретить на территории тундры и лесотундры использование гусеничного транспорта в бесснежное время, дать задание конструкторским и проектным организациям разработать транспортные машины для Крайнего Севера, в минимальной степени воздействующие на почвенно-растительный покров;

в) обратить внимание Главного управления заповедников МСХ СССР на отсутствие заповедников в материковой части тундры и на необходимость в ближайшие годы организации нескольких заповедников в различных частях тундровой зоны.

4. В связи с чрезмерным размножением тщательно охраняемых копытных животных (лось и кабан в европейской части СССР, дикий северный олень в Якутии и др.) во многих районах страны на больших площадях наносится значительный ущерб растительному миру, в том числе на заповедных территориях и в лесных культурах. В связи с этим просить Главохоту при Совете Министров РСФСР и Управления охотничьих хозяйств союзных республик планировать численность охотничье-промысловых животных в строгом соответствии с состоянием их кормовых ресурсов, проводя отстрел избыточной части популяции.

5. Отметить инициативу БИН АН СССР и Института экспериментальной ботаники АН БССР по составлению среднемасштабных карт охраняемых территорий нечерноземной зоны РСФСР и БССР. Рекомендовать продолжить такие работы на остальных территориях СССР, применяя различные масштабы карт с учетом характера их использования, рекомендовать составление Атласов распространения редких и исчезающих видов растений.

6. Для определения того, в какой степени существующая сеть заповедников отвечает задачам охраны генофонда флоры и ценотического многообразия растительности, выявить состав флоры каждого заповедника, аннотировав списки редких и эндемичных растений данными о фитоценотических позициях видов, об их устойчивости, формовом и популяционном разнообразии, установить, какие виды, нуждающиеся в охране, отсутствуют в заповедниках, и какие виды занимают в заповедниках явно неустойчивые позиции. Составить «Флору заповедников СССР».

7. Просить Совет ботанических садов СССР обсудить вопрос о создании коллекций особо ценных и редких видов растений, ареалы которых находятся в местах расположения соответствующих ботанических садов. Необходимо расширить сотрудничество ботанических садов по вопросам сохранения генофонда растений.

8. Рекомендовать Комиссии по охране растительности ВБО совместно с секцией научных основ охраны растительного мира Научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» организовать научную разработку и коллективное обсуждение следующих вопросов: принципы и методы выявления растений, нуждающихся в государственной охране, и включение их в региональные и республиканские «Красные книги»; установление индивидуализированных режимов их охраны; выявление минимальных размеров резерватов для охраны популяций исчезающих видов растений; организация долгосрочного хранения жизнеспособных семян редких и исчезающих видов растений.

Рекомендовать комиссии ВБО и секции Научного совета организовать в 1979—1981 гг. следующие совещания:

а) по охране объектов растительного мира Средней Азии и Казахстана;

б) по принципам и методам выделения уникальных и климаксовых участков растительного покрова для разных видов охраняемых территорий; программы их охраны и стационарного изучения.

9. Одобрить инициативу Лаборатории лесоведения АН СССР по организации лесных резерватов на территории Московской обл. Для эталонного изучения и охраны ценных природных и культурных лесных резерватов просить Минлесхоз принять соответствующее решение с распространением его действия на всю территорию РСФСР. Считать целесообразным провести в ближайшее время рабочее совещание по рассмотрению единой программы выделения лесных резерватов, методам их охраны и изучения.

10. Секция с сожалением отмечает крайне недостаточное развитие ботанических исследований в государственных заповедниках СССР и союзных республик. Большинство заповедников не имеет в своих штатах научных сотрудников-ботаников, не имеет данных о составе местной флоры, не располагает даже самыми элементарными геоботаническими картами. Съезд обращает внимание Главприроды МСХ СССР, Главохоты при СМ РСФСР и Управлений заповедников союзных республик на неудовлетворительное обеспечение заповедников исходной информацией об их территории и рекомендует принять меры к расширению ботанических исследований в заповедниках, включать в штаты научной части заповедников специалистов-ботаников. Съезд считает целесообразным широкое участие ботанических учреждений в изучении расти-

тельного мира заповедников, в том числе путем проведения на их территории стационарных комплексных исследований.

11. Считать актуальной задачей составление «Зеленой книги СССР», включающей редкие и исчезающие растительные сообщества. Рекомендовать Центральной научно-исследовательской лаборатории охраны природы включить в план этот раздел работы и содействовать ее организации в ботанических учреждениях СССР.

12. Просить Совет ВБО и редколлегию «Ботанического журнала» посвятить один из ближайших выпусков обсуждению проблем охраны растительного мира, опубликовав в нем материалы докладов Съезда.

13. Расширить ботанические исследования по изучению процессов, происходящих на промышленных отвалах в ходе их естественного зарастания и при рекультивации.

14. Расширить исследования по разработке научных основ рационального использования рекреационных лесов с целью повышения их устойчивости.

15. Поддержать ходатайство ботаников Томского государственного университета о целесообразности создания заповедника в районе Кузедеевского массива третичных реликтовых липняков в предгорьях Кузнецкого Алатау.

Рациональное использование растительных ресурсов

Съезд отмечает, что в связи с быстрым ростом населения и развитием промышленности возрастают потребности общества в использовании дикорастущих полезных растений. В решениях XXV съезда КПСС одной из основных задач, стоящих перед советским обществом, определены дальнейшие изучение и освоение природных ресурсов, в том числе дикорастущих полезных растений.

Растения, собираемые в природных условиях, используются в пищу и для лечебных целей, в качестве кормов в животноводстве и как растительное сырье в промышленности. Однако потребности народного хозяйства в них полностью не удовлетворяются. Заготовка растительного сырья проводится многими организациями; она спланирована плохо.

Съезд постановляет:

1. Просить Совет Министров СССР рассмотреть вопрос об образовании при Госплане СССР комиссии (отдела, сектора) по природным растительным ресурсам, на которую возложить учет и планирование рационального использования дикорастущих полезных растений.

2. Просить Госплан СССР рассмотреть вопрос об улучшении существующей системы заготовок растительного сырья, уменьшении числа заготовительных организаций и о координации их деятельности.

3. Считать целесообразным сконцентрировать внимание исследователей, изучающих дикорастущие полезные растения, на решении следующих вопросов:

а) Изыскание и всестороннее изучение дикорастущих полезных растений, в первую очередь: 1) лекарственных растений для лечения сердечно-сосудистых заболеваний, злокачественных новообразований, нервно-психических расстройств, ревматических заболеваний, и диабета; 2) пищевых растений, главным образом плодовых, ягодных и орехоплодных; 3) кормовых растений, расширив исследования по медоносным и водным растениям, являющимся пищей для животных; 4) эфирномасличных, дубильных, красильных (для пищевой промышленности и коврового производства), декоративных и фитомелиоративных растений.

б) Разработка общих теоретических положений ботанического ресурсоведения.

в) Разработка современных методик изучения новых полезных растений.

4. Усилить работу по изучению пряноароматических, эфирномасличных и других технических растений с целью выявления перспективных видов для использования в народном хозяйстве Молдавской ССР.

5. Просить Госкомиздат МССР шире включать в планы изданий книги, брошюры, фотоальбомы и другие материалы, пропагандирующие значение и охрану полезных растений.

6. Просить Президиум АН МССР рассмотреть вопрос об организации при Ботаническом саду АН МССР Лаборатории по изучению ароматических растений.

В области морфологии растений

1. Считать необходимым усилить исследования в области филогенетической и физиологической анатомии растений.

2. Принять меры к ревизии и упорядочению морфологической терминологии, рекомендовать серию публикаций по этим вопросам.

3. В целях повышения теоретического уровня анатомо-морфологических исследований и преподавания морфологии растений в вузах продолжить проведение «школ» по теоретической морфологии.

4. В области эмбриологии растений считать первоочередными задачами:

а) Создание четырехтомного справочного руководства по сравнительной эмбриологии цветковых растений.

б) Создание монографий по частной эмбриологии культурных растений и их сородичей, что имеет большое практическое значение.

в) Изучение эмбриологии исчезающих видов растений, занесенных в «Красную книгу», в частности эндемов Средней Азии и Кавказа.

5. В области палинологии считать необходимым сосредоточить усилия по следующим направлениям: в палиноморфологии, спорово-пыльцевом анализе, медицинской палинологии, сельскохозяйственной палинологии.

6. Отметить некоторое отставание исследований в области анатомии растений и рекомендовать руководителям ботанических коллективов в институтах академий наук, отраслевых НИИ и высших учебных заведений расширить фронт исследований в этой области, в частности в Институте ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР и ГБС АН СССР.

7. Учитывая большое значение исследований в области анатомии древесины для теоретической ботаники и для решения многих вопросов первостепенного народнохозяйственного значения, а также исходя из существования активной международной организации в этой области ботаники (Международная ассоциация анатомов древесины), одобрить инициативу группы советских ботаников о создании в СССР координационного центра по проблемам анатомии древесины под общим руководством существующего в АН СССР координационного Совета по проблемам древесиноведения (при Институте леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР). Просить Президиум АН ГССР об организации такого координационного центра при Отделении биологических наук АН ГССР, возложив обязанности руководителя центра на доктора биологических наук Э. Д. Лобжанидзе (члена Международной ассоциации анатомов древесины).

8. Считать целесообразным организацию и издание научного журнала «Структурная ботаника», в которой освещались бы работы по эмбриологии, анатомии, морфологии и цитологии растений.

В области флористики и систематики растений

Съезд считает необходимым:

1. Уделять особое внимание расширению монографических исследований таксонов разного ранга.

2. Принять меры по расширению подготовки систематиков в вузах, а также через систему стажировки и аспирантуру.

3. Развернуть работу по составлению полной «Флоры Карпат» с привлечением ботаников всех заинтересованных стран (СССР, Чехословакия, Польша, Румыния, Венгрия).

4. Расширить работы по картографированию ареалов видов растений разных районов страны. Принять более активное участие в создании «Атласа флоры Европы», используя силы местных ботаников. Приступить к осуществлению проекта картирования ареалов видов флоры Украины в полном объеме.

5. Провести в 1980 г. в г. Новосибирске на базе Центрального ботанического сада СО АН СССР совещание по истории флоры и растительности Северной Азии (Урал, Сибирь, Дальний Восток).

6. Рекомендовать развитие в ботанических учреждениях хемосистематических исследований с различными соединениями (нуклеиновые кислоты, белки, низкомолекулярные вещества) как таксономического и филогенетического, так и прикладного (ресурсоведческого) направления.

7. Рекомендовать широкое сотрудничество с институтами химического профиля, имеющими возможность проводить выделение и идентификацию соединений современными химическими и физико-химическими методами. Шире использовать в хемосистематических исследованиях биогенетические представления.

8. Рекомендовать развитие исследований по внутривидовой хемосистематике.

9. Одобрить инициативу Совета ботанических садов и Научного совета «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» по организации в 1979 г. в Ялте I Всесоюзного совещания по хемосистематике растений.

10. Одобрить решение Научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» по созданию Комиссии для координации деятельности гербариев страны, организации обследования их состояния и выработке мер, направленных на совершенствование гербарного дела в стране.

11. На следующем делегатском съезде ВБО создать самостоятельную секцию по альгологии.

12. Ускорить подготовку и выпуск региональных и всесоюзных определителей водорослей.

13. Создать в БИН АН СССР коллекцию типов диатомовых водорослей.

14. Способствовать развитию исследований по систематике водорослей в Коми АССР.

15. Расширить теоретические исследования в разных разделах микологии, особенно при изучении практически важных групп грибов (теория вида, систематика и эволюция, роль грибов в биогеоценозах, биокоррозии, фитопатология, культивирование грибов).

16. Считать назревшей необходимость организации Всесоюзного института микологии в системе Академии наук СССР в целях более интенсивного развития исследова-

ний по систематике, биологии, ресурсам и теоретическим основам фитопатологии. Для осуществления этого считать своевременным реорганизацию лаборатории микологии БИН АН СССР в самостоятельный отдел с расширением штатов и более активной подготовкой кадров высококвалифицированных специалистов.

17. Считать необходимым издание полного «Определителя грибов СССР». Одобрить решение «Временной комиссии по составлению „Определителя грибов СССР"» и ходатайствовать перед Секцией химико-технологических и биологических наук АН СССР о включении «Определителя» в перспективный план изданий АН СССР и выделении соответствующего листажа.

18. Просить Президиум АН СССР об организации микологической ячейки в составе Академии наук МССР с целью развития микологических исследований в республике в связи с резким отставанием этих исследований в Молдавии по сравнению с другими союзными республиками.

Vol. LXIV June, 1979 *№ 6*

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

O. B. Blum, E. G. Kopachevskaya. Lichens of the genus *Coccocarpia* Pers. (*Coccocarpiaceae*) in the U.S.S.R. 785
T. B. Batygina, T. E. Freiberg. Polyembryony in *Poa pratensis* L. (*Poaceae*) 793
B. V. Vinogradov. Remote sensing phenology in geobotany 805
I. B. Sandina. Structural peculiarities of shoot in species of *Scopolia* Jacq. (*Solanaceae*) 820
A. A. Butnik. Types of development of seedlings of *Chenopodiaceae* Vent. . . . 834
S. G. Sambuk. Materials on classification of inundation valley meadows in the upper Pechora river basin 843

NEW TAXA 854

Nguyen Khac Khoi. The genus *Thoracostachyum* Kurz (*Cyperaceae*) in Vietnam flora. (854). — **Nguyen Khac Khoi.** New species of the genus *Carex* L. (*Cyperaceae*) from Vietnam. (856).

REPORTS 863

L. V. Averyanov. Chromosome numbers of some species of *Orchidaceae* family from the North-Western part of the U.S.S.R. (863). — **N. A. Jarullina.** Peculiarities of the formation of primary biological productivity in desert communities of the Terek river delta. (877). — **L. V. Avetisova, V. I. Vasin.** Electron microscopic study of vegetative apex in wheat shoot. (884). — **N. L. Feldman, M. F. Konstantinova.** Comparison of the main fraction of proteins and isozymes of esterase from leaves of two species of *Leucojum* (*Amaryllidaceae*). (890).

REVIEWS 895

E. M. Lavrenko. *Yu. N. Prokudin, A. G. Vovk, O. A. Petrova, E. D. Ermolenko, Yu. V. Vernichenko.* Grasses of the Ukraine. 1977. (895). — **D. V. Lebedev.** *F. Ya. Levina.* Geobotany in the V. L. Komarov Botanical Institute of the Academy of sciences of the U.S.S.R.: 1965—1972. (901).

IN THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY 905

V. I. Vasilevich, O. F. Mikryukova. The VI delegate congress of the All-Union Botanical society. (905).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

О. Б. Блюм, Е. Г. Копачевская. Лишайники рода *Coccocarpia* Pers. (*Coccocarpiaceae*) в СССР 785
Т. Б. Батыгина, Т. Е. Фрейберг. Полиэмбриония у *Poa pratensis* L. (*Poaceae*) 793
Б. В. Виноградов. Дистанционная фенология в геоботанике 805
И. Б. Сандина. Стуктурные особенности побега у видов *Scopolia* Jacq. (*Solanaceae*) 820
А. А. Бутник. Типы развития проростков маревых (*Chenopodiaceae* Vent.) 834
С. Г. Самбук. Материалы по классификации пойменных лугов бассейна верхней Печоры 843

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 854

Нгуен Кхак Кхой. Род *Thoracostachyum* Kurz (*Cyperaceae*) во флоре Вьетнама. (854). — **Нгуен Кхак Кхой.** Новые виды рода *Carex* L. (*Cyperaceae*) из Вьетнама. (856).

СООБЩЕНИЯ 863

Л. В. Аверьянов. Хромосомные числа некоторых видов сем. *Orchidaceae* с территории Северо-Запада СССР. (863). — **Н. А. Яруллина.** Особенности формирования первичной биологической продуктивности в пустынных сообществах дельты Терека. (877). — **Л. В. Аветисова, В. И. Васин.** Электронно-микроскопическое изучение вегетативного апекса побега пшеницы. (884). — **Н. Л. Фельдман, М. Ф. Константинова.** Сравнение теплоустойчивости главной фракции растворимых белков и изозимов эстеразы из листьев двух видов *Leucojum* (*Amaryllidaceae*). (890).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 895

Е. М. Лавренко. *Ю. Н. Прокудин, А. Г. Вовк, О. А. Петрова, Е. Д. Ермоленко, Ю. В. Верниченко.* Злаки Украины. 1977. (895). — **Д. В. Лебедев.** *Ф. Я. Левина.* Геоботаника в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР: 1965—1972. (901).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 905

В. И. Василевич, О. Ф. Микрюкова. VI делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества. (905).

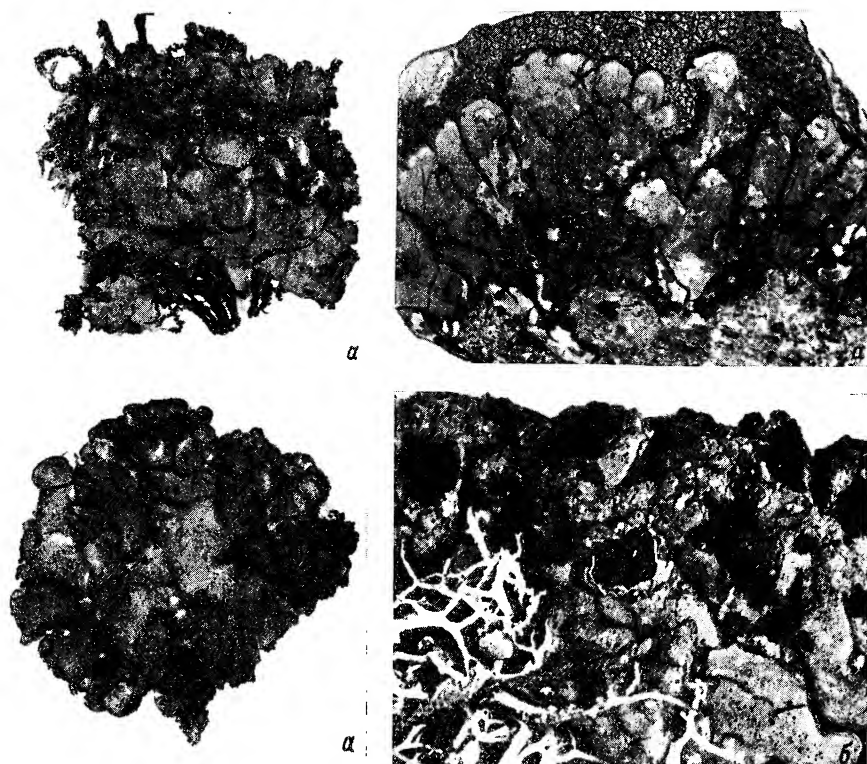


Рис. 1. *Coccocarpia erythroxili* (Spreng.) Swinsc. et Krog.
а — внешний вид слоевища, ×2; *б* — участок слоевища с апотециями, ×3.

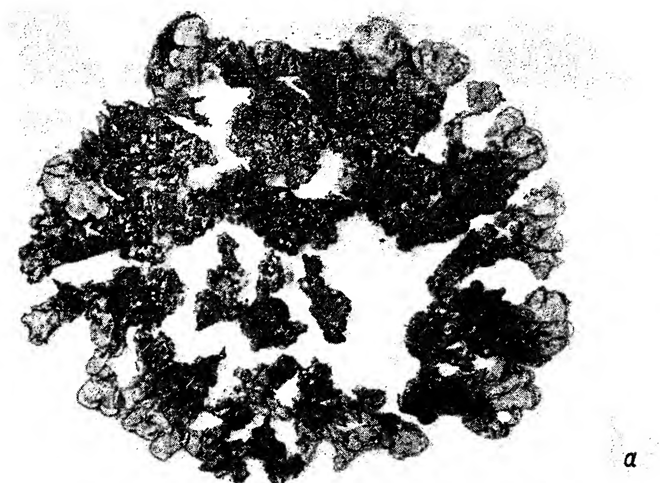


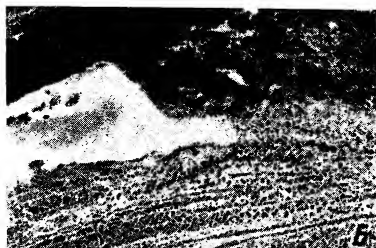




Рис. 2. *Coccocarpia cronia* (Tuck.) Vain.

а — внешний вид слоевища, ×2; б — участок слоевища с изидиями, ×10.

А



В

```
2222222222222222222222222
222222222222233222333222
222222222222233222233322 2
2222222222222222222333222
22222112222222222222 32222
2221111222222222222222222
2211111112222222223333333
2111111112222222333333333
1111111111111144333333333
1111111111111144444444444
1111111111255344444444444
1111112345554444444444444
1555555555544444444444444
5555555555444444444444444
```

Г

```
444111111111111422222332
4411111111112222222243322
4111111111112222222234322
1111111111222222222334322
1111166122222423232333333
111666662233222332223323
1166666662233223444444444
1666666666333334555555555
6556666666666663555555555
666666666666665555555555 5
6666666666655555555555555
6666665555555555555555555
6555555555555555555555555
5555555555555555555555555
```

Д

```
...111111111111.000000..0
..1111111101100011.0.00
.11111111111011000010.000
11111111.110000000000..00
11111..100000.0.0.00....
111.....00..000..000..0.
11.......00..0C..........
1.......................
........................
........................
...........00...........
.........000............
.0000000000.............
0000000000..............
```

Е

```
222............2000000110
22..........0..0CC..10100
2...........0..0000.01000
..........00000000001100
.....55.000002010100111 1
...5555400110001100011 01
..555555500110011111111 1
.55555555111112222222222
5445555555555131122222222
5555555555555511111111111
5555555555530021111111111
5555553210001111111111111
5000000000011111111111111
0000000000111111111111111
```

Рис. 8. Фотометрическое сопоставление разносезонных аэрофотоснимков присолончакового участка южных пустынь с помощью цифрового анализа.

А — весенний аспект (апрель); *Б* — позднелетний аспект (август); *В* — цифровое представление уровней оптической плотности весеннего аэрофотоснимка *А*; *Г* — цифровое представление уровней позднелетнего аэрофотоснимка *Б*; *Д* — положительные разности оптической плотности (*А* минус *Б*), пропорциональные приросту надземной зеленой биомассы многолетников за этот период; *Е* — отрицательные разности плотности (*А* минус *Б*), пропорциональные засыханию весенних эфемеров и эфемероидов, уменьшению влажности почвы и кристаллизации солей на ее поверхности (ориг.).

К ст. Л. В. Аверьянова, стр. 868

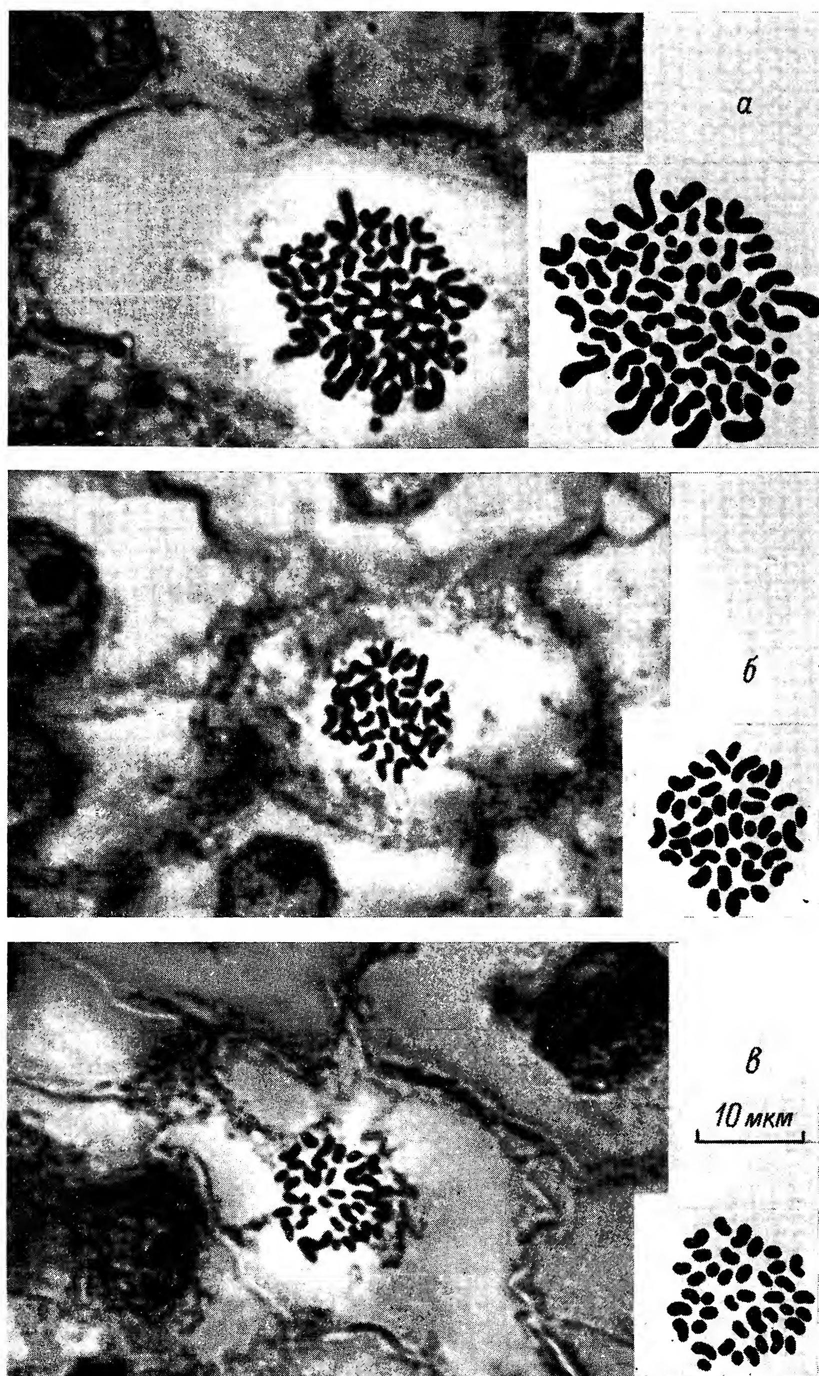


Рис. 4. Метафазные пластинки 2n в меристеме корня представителей сем. *Orchidaceae*.
а — *Listera cordata* (2n=66), *б* — *Platanthera bifolia* (2n=40), *в* — *Gymnadenia conopsea* ssp. *densiflora* (2n=40).

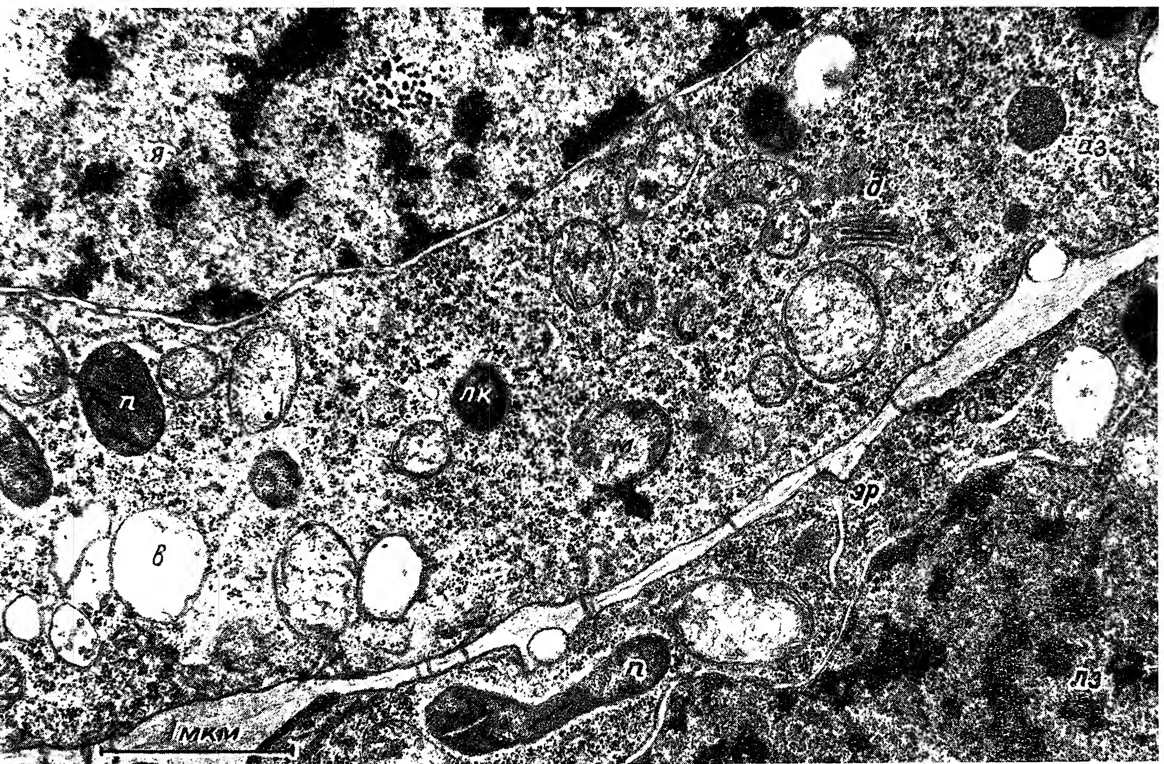


Рис. 2. Фрагменты клеток апикальной (*аз*) и латеральной (*лз*) зон апекса побега пшеницы.

я — ядро, *м* — митохондрия, *п* — пластида, *в* — вакуоль, *д* — диктиосома, *лк* — липидная капля, *эр* — эндоплазматический ретикулум.

К стр. 885

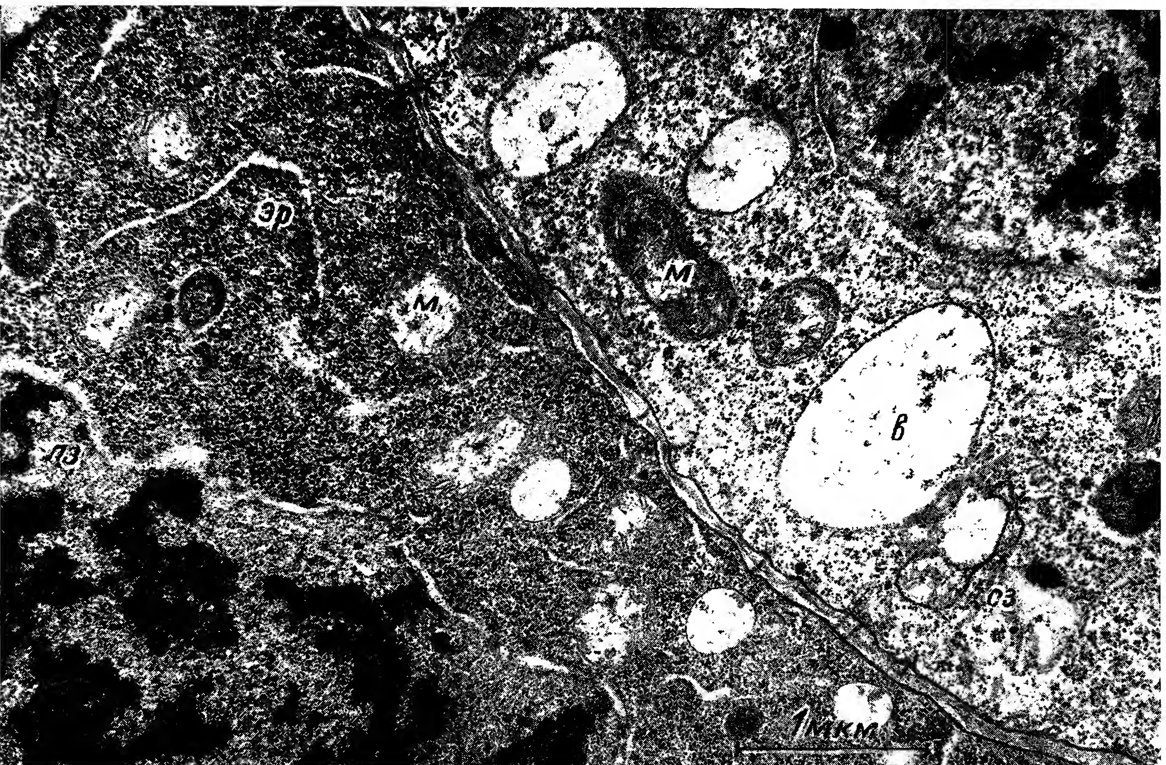


Рис. 3. Фрагменты клеток сердцевинной (*сз*) и латеральной (*лз*) зон вегетативного апекса. Видна резкая разница в плотности распределения рибосом.

Обозначения те же, что на рис. 2.

Рис. 4. Детали структуры клеток вегетативного апекса.

А — цитоплазма клетки апикальной зоны, *Б* — пластиды с крахмальными зернами в клетке сердцевинной зоны, *В* — клетка листового зачатка.
кр — крахмал, *яд* — ядрышко; остальные обозначения, как на рис. 2 и 3.

К стр. 885

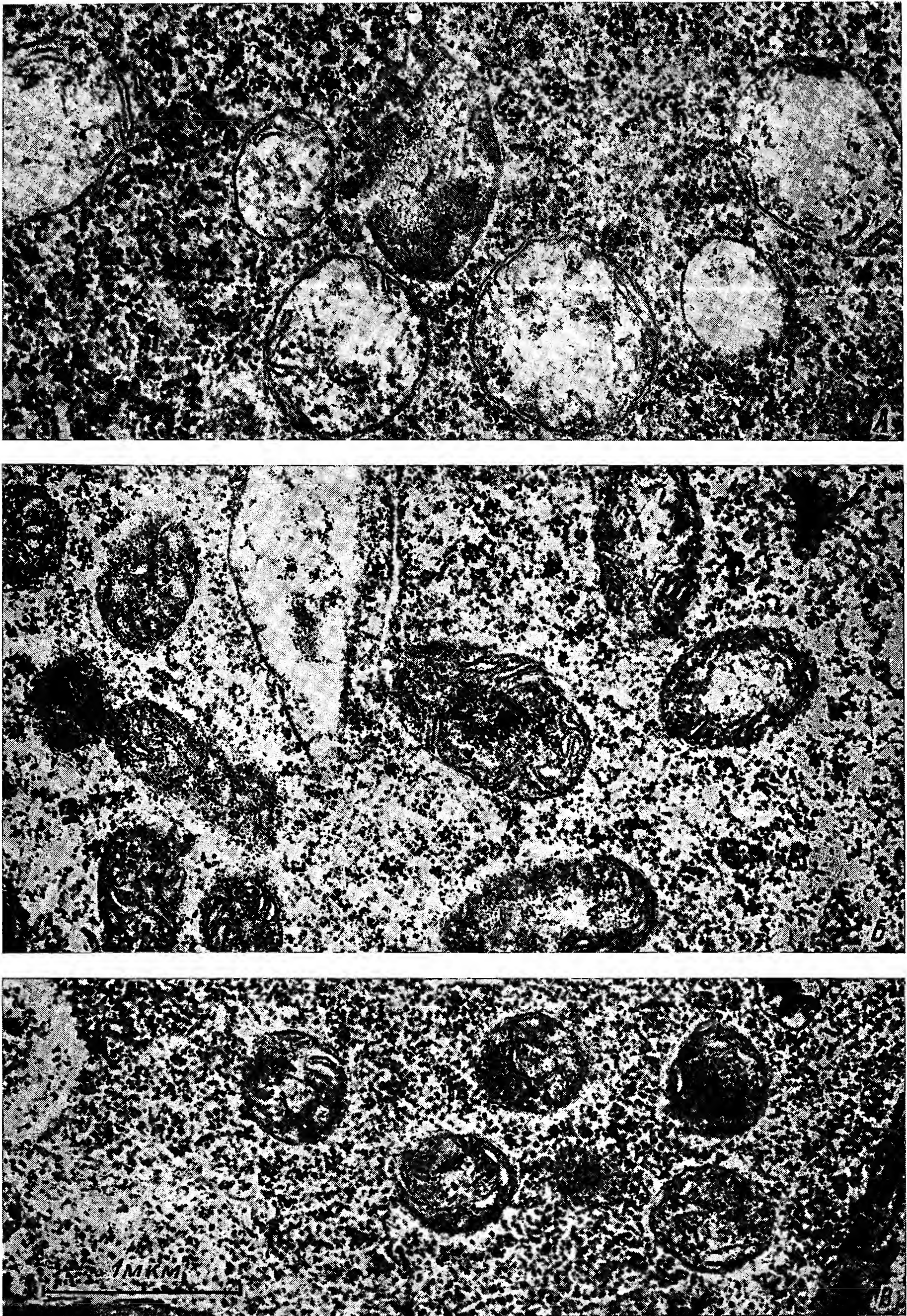


Рис. 5. Митохондрии клеток апикальной (*А*), сердцевинной (*Б*) и латеральной (*В*) зон одного апекса пшеницы.

1 р. 50 к.

Индекс
70056